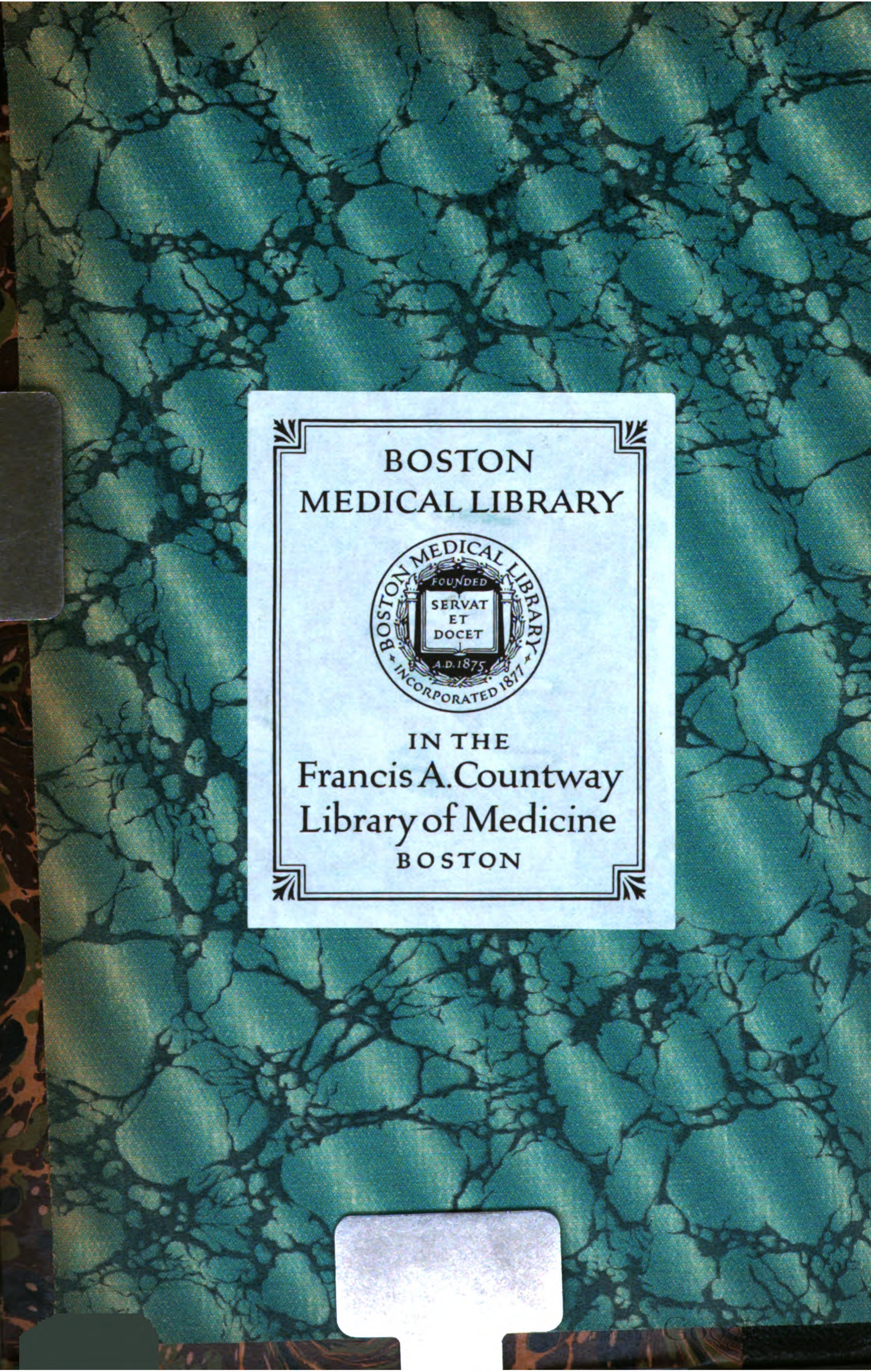
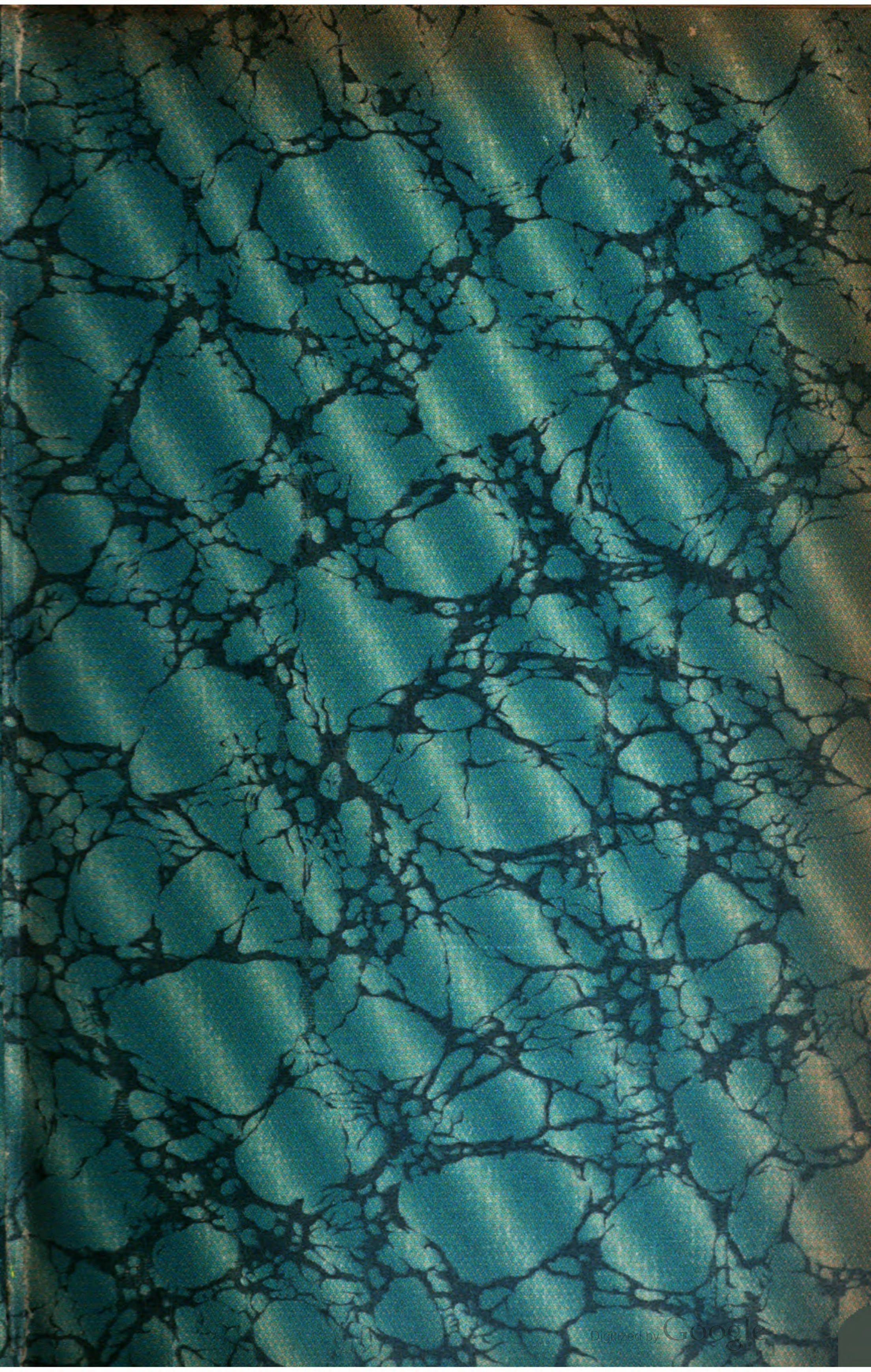

Archives de zoologie
expérimentale et générale
de Seve delin


BOSTON
MEDICAL LIBRARY
BOSTON MEDICAL LIBRARY
FOUNDED
SERVAT
ET
DOCET
A.D. 1875
INCORPORATED 1877
IN THE
Francis A. Countway
Library of Medicine
BOSTON



ARCHIVES

DE

ZOOLOGIE EXPÉRIMENTALE

ET GÉNÉRALE

ARCHIVES

DE

ZOOLOGIE EXPÉRIMENTALE

ET GÉNÉRALE

HISTOIRE NATURELLE — MORPHOLOGIE — HISTOLOGIE
ÉVOLUTION DES ANIMAUX

FONDÉES PAR

HENRI de LACAZE-DUTHIERS

PUBLIÉES SOUS LA DIRECTION DE

G. PRUVOT
CHARGÉ DE COURS A LA SORBONNE
DIRECTEUR DU LABORATOIRE ARAGO

ET

E.-G. RACOVITZA
DOCTEUR ÈS-SCIENCES
SOUS-DIRECTEUR DU LABORATOIRE ARAGO

QUATRIÈME SÉRIE

TOME SIXIÈME

PARIS
LIBRAIRIE C. REINWALD
SCHLEICHER FRÈRES, ÉDITEURS
61, RUE DES SAINTS-PÈRES, 61

1907

ARCHIVES DE ZOOLOGIE EXPÉRIMENTALE ET GÉNÉRALE
IVe Série, Tome VI, p. 1 à 29.
30 Janvier 1907.

MORPHOLOGIE ET VARIATIONS DE L'APPAREIL ROTATEUR DANS LA SÉRIE DES ROTIFÈRES

PAR

P. DE BEAUCHAMP
Docteur en Médecine.

SOMMAIRE

INTRODUCTION

Dans tous les ouvrages où il est question de Rotifères, traités généraux de zoologie ou mémoires spéciaux, on rencontre d'abord l'affirmation que leur appareil ciliaire est composé de

deux couronnes, l'une préorale ou *trochus*, l'autre postorale ou *cingulum* (1), lesquelles sont respectivement homologues des deux couronnes semblables existant chez beaucoup de larves trochophores d'Annélides ou de Mollusques, et sont un des meilleurs arguments en faveur du rapprochement de ces deux sortes d'organismes. On pourrait donc croire que cette structure de l'appareil rotateur est quelque chose de tout à fait général, ou du moins de primitif et d'établi comme tel par une étude approfondie de ses variations dans l'ensemble du groupe. Or si l'on prend la peine de regarder les Rotifères eux-mêmes, en sortant de la demi-douzaine de formes qui ont fixé surtout l'attention des monographes, l'on s'aperçoit que le type classique n'est pas réalisé dans la vingtième partie des espèces ; il s'applique avec peu de variations à presque tous les Bdelloïdes, parmi les Rhizotes aux Mélicertiens (2) qui ont surtout contribué à sa constitution, aux Scirtopodes, à deux ou trois genres de Ploïmes et c'est tout. La très grande majorité de ces derniers qui forment la grande masse des Rotifères et le groupe, sinon le plus primitif, du moins le moins évolué dans des sens spéciaux, y échappent en entier, et nous verrons tout à l'heure que certains d'entr'eux qu'on avait cru pouvoir y rattacher n'y rentrent nullement.

Si d'autre part on cherche dans la vaste bibliographie de l'appareil rotateur une tentative de synthèse de ces formes variées, ou tout au moins de bonnes descriptions des plus caractéristiques d'entre elles, on ne les y trouve pas. Chose étrange à dire, jamais personne n'a pris la peine de figurer les principaux types de l'organe rotateur en dehors des quelques espèces, presque toutes Rhizotes ou Bdelloïdes qui ont fait l'objet de monographies

(1) Les dénominations de trochus et de cingulum ont été créées par CUBITT en 1872 ; quant aux termes préorale et postorale, ils s'appliquent à un animal orienté horizontalement, la tête en avant, et il est singulier qu'on ne les ait pas modifiés dans les ouvrages, comme la *Zoologie concrète* de MM. DELAGE et HÉROUARD (1897), où l'orientation verticale, la tête en haut, est adoptée, comme nous le ferons ici. Les termes de supra-orale et d'infra-orale souvent seuls s'appliquer en ce cas.

(2) J'adopte ici la subdivision des Rhizotes en Mélicertiens et Floscularieus proposée par HARTOG (1901) et qui est beaucoup plus justifiée que celle des Ploïmes en Loriqués et Illoriqués.

étendues. On a généralisé la disposition de ces dernières au lieu de tirer une notion synthétique d'une étude comparative complète, on a fait ce qu'aurait fait GOSSE si au lieu d'écrire son mémorable travail sur les mastax il s'était borné à décrire le type malléo-ramé par exemple et à affirmer que tout s'y rapporte. Il faut néanmoins citer le très intéressant travail de WESENBERG-LUND (1899), le seul auteur qui ait eu l'idée d'étudier l'appareil rotateur dans la série des Ploïmes sans conception *a priori* et soupçonné son importance systématique ainsi que ses corrélations avec le reste de l'organisme (le mastax notamment) et le genre de vie de l'animal. Mais son étude anatomique, restée toute superficielle, ne lui a pas montré les véritables homologies et son mémoire, entièrement écrit en danois, n'a pas eu les lecteurs qu'il méritait. Cette étude ne demandait pourtant pas de moyens d'investigation bien perfectionnés ; il n'y faut qu'un peu de patience, car elle doit être faite en majeure partie sur l'animal vivant et il n'est pas toujours commode d'obtenir de bonnes vues d'une extrémité céphalique bien étalée et bien orientée, même avec l'aide des anesthésiques.

Le présent travail n'a pas pour objet l'étude détaillée de l'appareil rotateur dans toutes les familles ; il consistera en descriptions aussi exactes que possible de quelques formes peu connues, en rappelant pour la comparaison seulement celles déjà bien décrites. L'on pourra, je crois, par la suite rapporter à ces exemples presque toutes les variations existantes. C'est dans les monographies systématiques qu'il y aura lieu plus tard de poursuivre celles-ci dans chaque genre ou famille. Je chercherai ensuite à les relier dans une notion générale de l'appareil rotateur qui me conduira à élargir le schéma classique, mais je m'abstiendrai pour le moment d'entrer dans les conséquences importantes qu'on en peut tirer au point de vue des rapports des Rotifères avec les autres groupes voisins, et surtout de la conception et de la relation réciproque de leurs diverses coupes systématiques ; elles seront développées dans un travail ultérieur où pourront

intervenir les arguments tirés du reste de l'organisation. Je ne citerai donc pas ici les interminables discussions interprétatives et phylogéniques auxquelles l'appareil rotateur a donné lieu et ne donnerai comme bibliographie que les descriptions antérieures de chaque espèce considérée. Seront également laissés de côté pour le moment les détails histologiques de la couronne, les dessins ci-joints, légèrement schématisés, ne donnant que la disposition des cils ; les contours du mastax, du cerveau et de l'organe rétro-cérébral ont seuls été figurés pour servir à fixer les rapports ; la considération de ce dernier (voir mes deux notes, **1905***c* et **1906**) est extrêmement importante et permet de retrouver les homologies dans beaucoup de cas où on les a méconnues jusqu'ici. De chaque extrémité céphalique sont figurées en général deux vues, l'une ventrale, l'autre latérale ou dorsale qui donnent une idée complète de l'appareil rotateur mieux que la vue frontale ou supérieure, qui fournit de très belles figures, mais présente la région buccale en un raccourci parfois inadmissible, et de plus est fort difficile à obtenir malgré les artifices préconisés par Masius (**1890**) et Rousselet (**1902**).

II. ÉTUDE DE QUELQUES APPAREILS ROTATEURS

1° L'appareil rotateur de *Notommata (Copeus) cerberus* Gosse

Cette espèce, intéressante en raison de sa grande taille qui la rend d'une étude facile et que j'ai pu me procurer en grande abondance, n'est point aisée à déterminer ; c'est M. Ch. F. Rousselet, de Londres, qui, non sans hésitations, a fini par identifier avec certitude mes spécimens à l'espèce de Gosse bien qu'elle semble à première vue fort différente de la description et de la figure assez médiocres de cet auteur (**1886**) ; je lui exprime ici tous mes remerciements pour son obligeance. Ce rapprochement méritera d'être confirmé par une étude détaillée que je ferai en une autre occasion. Cela d'ailleurs n'a rien à voir avec l'étude de son appareil rotateur, choisi ici en raison de sa facilité d'étude, mais qui ne s'écarte en rien de celui des *Notommata* les plus

typiques, notamment de l'espèce commune *N. aurita* (le genre *Copeus* doit former à mon sens un simple sous-genre de *Notommata*, dont il ne diffère que par des caractères tout relatifs et non réunis dans toutes ses espèces, et la forme en question est celle qui s'écarte le moins des *Notommata* proprement dites).

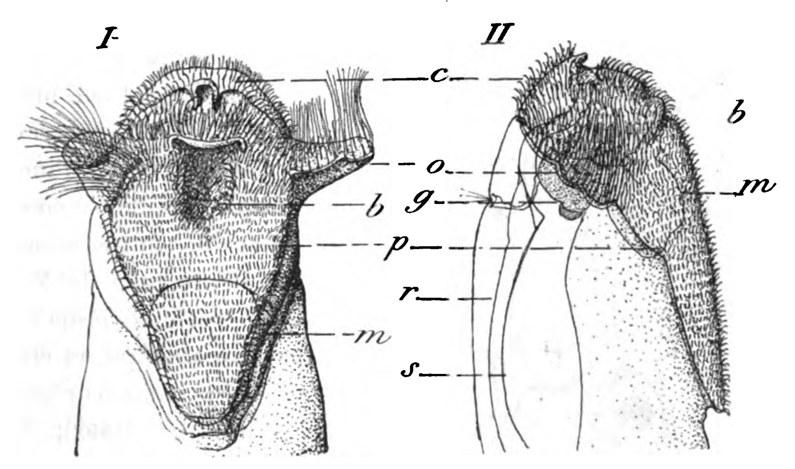


FIGURE 1. — *Notommata* (*Copeus*) *cerberus* GOSSE ; tête × 320 environ ; I, vue ventrale ; II, vue latérale ; *c*, ceinture circumapicale ; *p*, plaque buccale ; *o*, oreillettes ; *g*, cerveau ; *s*, sac rétro-cérébral; *r*, glande sub-cérébrale ; *b*, bouche ; *m*, mastax.

Cet appareil rotateur (fig. 1) consiste en un vaste champ cilié couvrant les faces supérieures et ventrales de la région céphalique dont il occupe toute la longueur en haut tandis qu'il se rétrécit en bas pour se terminer en pointe obtuse, légèrement saillante à la surface du corps. La bouche étant au milieu du champ, cette dernière portion peut, bien que non individualisée comme dans d'autres cas dont il sera question tout à l'heure, être qualifiée dès à présent de lèvre inférieure. Elle est tapissée de cils très fins et très courts, à peine plus longs sur les bords, qui paraissent très régulièrement disposés en quinconces. Cette ciliation homogène se continue latéralement à la dépression buccale et plonge à son intérieur jusqu'au mastax.

Au-dessus de la bouche les cils deviennent graduellement plus longs et l'on s'aperçoit qu'ils laissent à nu sur la ligne médiane une petite dépression que surplombe un pli cuticulaire nette-

ment marqué. Cette dépression est tout à fait terminale sur l'animal étendu (dans la fig. 1, I, il ne l'est pas complètement) et c'est à son intérieur, à la base du pli cuticulaire, que viennent déboucher les deux conduits du sac rétro-cérébral (le cerveau est enfoncé beaucoup plus bas dans les tissus, comme on le voit sur la coupe fig. 2, reproduction fidèle d'une préparation) ; elle est, comme nous l'allons voir, d'une importance capitale pour rapprocher des autres appareils rotateurs celui de *Notommata* considéré jusqu'ici comme très aberrant, et elle n'a jusqu'ici été aperçue que par BERGENDAL (1892), le seul auteur d'ailleurs qui ait figuré avec précision la ciliation des Notammatidés ; il l'a décrite très nettement chez *N. grönlandica*. Dorsalement à elle, nous trouvons donc encore une large bande couverte de cils plus longs que ceux de la région ventrale, limitée en arrière par un bourrelet cuticulaire transversal et se continuant latéralement avec celle-ci.

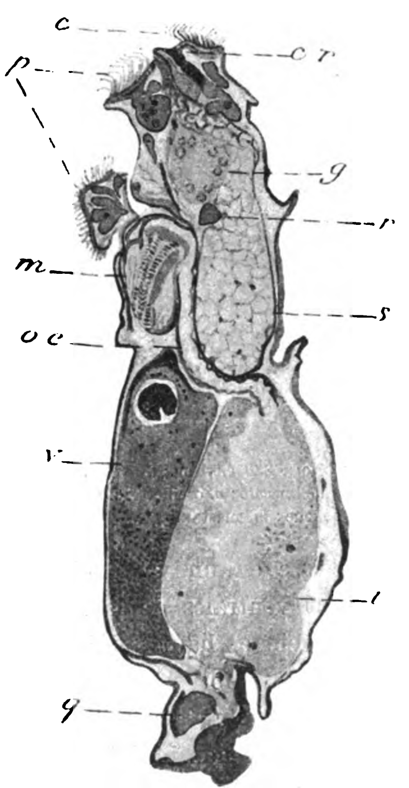


FIG. 2. — *Notommata* (*Copeus*) *cerberus* GOSSE ; coupe sagittale paramédiane × 350. Mêmes lettres que la précédente, et : *cr*, crochet cuticulaire ; *os*, œsophage ; *i*, intestin ; *v*. vitellogène ; *g*. glande pédieuse.

A leur point de jonction existe une autre différenciation ; ce sont les oreillettes si fréquentes chez les Notommatidés. Elles sont représentées invaginées sur la vue de profil, semi-étalée à droite, étalée à gauche, sur la vue de face ; un coup d'œil sur ces figures suffit à montrer que ce sont simplement des

régions du champ cilié général où les cils sont beaucoup plus longs, mais rattachés au reste par des intermédiaires. Elles sont invaginables, sous l'action d'un muscle spécial, en une poche qui abrite ceux-ci quand l'animal rampe, mais peuvent au contraire quand il nage s'évaginer en une sorte de corne transversale. Il existe deux touffes contiguës de ces longs cils, l'externe plus longue, qui se traduisent à l'état de rétraction par un aspect bilobé de la poche ; leur continuité avec le reste de la ciliation est évidente. Mentionnons encore que le champ ciliaire est longitudinalement, au moins au-dessus de la bouche, déprimé sur la ligne médiane, ébauche d'une division en deux champs latéraux qui existe chez d'autres formes.

Ce type d'organe rotateur se rencontre chez la plupart des *Notommata* proprement dites (du type de *N. aurita* car le genre, malgré les expurgations qu'il a subies, est encore assez hétérogène) et chez quelques genres voisins, avec des modifications de détail portant uniquement sur les proportions des différentes parties, oreillettes et lèvre inférieure principalement. En particulier dans les formes extrêmes des *Copeus*, tels que *C. copeus* (EHRBG), ces parties s'allongent beaucoup; la seconde se détache complètement du corps jusqu'à la bouche, et dans les premières la touffe distale de cils subsiste seule, sa continuité avec le reste de la ciliation n'étant plus apparente.

2° L'appareil rotateur de *Diglena forcipata* (O. F. Müller)

Chez *D. forcipata*, l'appareil rotateur (fig. 3) rappelle beaucoup à première vue celui des *Notommata* ; c'est un champ cilié encore plus allongé s'étendant en arrière et en avant de la bouche qu'affleure directement le mastax forcipé, avec ébauche de sillon médian de même. On voit en haut des cils plus longs s'insérer latéralement dans deux légères dépressions, et l'on y reconnaît de petites oreillettes invaginées, qui n'ont pas été mentionnées jusqu'ici dans les descriptions de l'espèce car elles sont fort rarement évaginées chez cet animal qui nage peu. Le repli cuticulaire supérieur existe, très accentué, et prend vu

de profil l'aspect d'un véritable crochet depuis longtemps décrit par les auteurs. *Mais il se continue en arrière directement avec la cuticule du corps.* Son homologie avec celui des *Notommata* n'est pourtant pas douteuse, car à sa base, où sont placés les deux yeux, s'ouvrent les deux conduits de l'appareil rétro-cérébral (que j'ai pu le premier déceler dans cette espèce par la coloration vitale). Il faut donc admettre que toute la partie postérieure à lui de l'appareil rotateur a disparu chez *Diglena.*

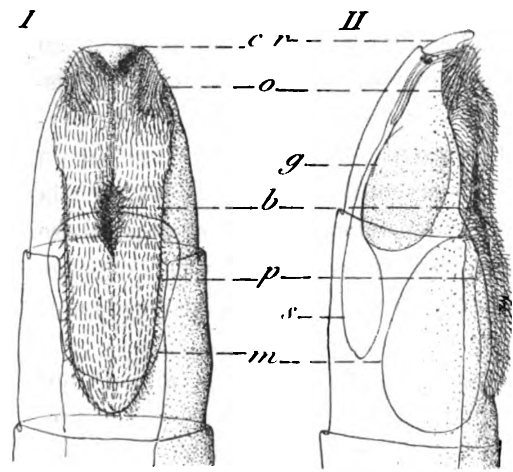


FIG. 3. — *Diglena forcipata* (MULLER); tête × 360 env. I, vue ventrale; II, vue latérale. Mêmes lettres que précédemment.

Cette disposition se rencontre chez un certain nombre d'espèces du genre *Diglena* et des genres voisins (*Pleurotrocha,* etc.) et chez les Bdelloïdes du genre *Adineta.*

3° L'appareil rotateur de *Furcularia forficula* Ehrenberg

Dans *F. forficula* (fig. 4), l'appareil ciliaire est beaucoup moins développé; les cils recouvrent l'extrémité céphalique conique sans différenciation bien marquée, en ne laissant que deux espaces nus; l'un, presque terminal, entoure la bouche, pourvue de lèvres protractiles, l'autre, un peu plus dorsal, présente un petit repli cuticulaire à la base duquel est l'œil et qui est certainement homologue de celui des

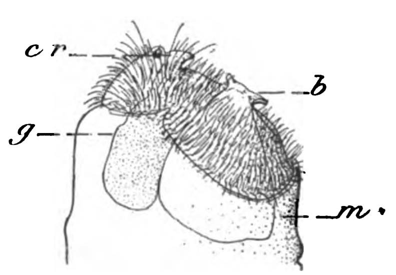


FIG. 4. — *Furcularia forficula* EHRBG; tête, vue latérale × 570 environ. Mêmes lettres

deux formes précédentes. Somme toute, la différence de proportions qui empêche de distinguer une partie buccale d'une partie circumapicale est, en outre de l'absence d'oreillettes, tout ce qui distingue cette disposition de celle de *Notommata*. Ce type est assez général chez les *Furcularia*, et surtout chez les *Diaschiza*.

4° L'appareil rotateur de *Proales petromyzon* (Ehrenberg)

Chez cette forme comme chez la précédente, l'appareil rotateur est réduit à une ciliation à peu près circulaire de la région céphalique, mais les rapports en diffèrent assez profondément (fig. 5). Elle est tout entière supérieure à la bouche et comprend un champ frontal tapissé de cils régulièrement disposés qui plongent à la partie inférieure dans celle-ci et croissent à mesure qu'ils s'en éloignent, deux touffes latérales assez développées pour simuler presque des oreillettes, et un autre arc dorsal qui les raccorde. Entre celui-ci et le champ frontal s'étend un petit espace nu où s'élèvent deux tentacules sétigères et que, vu l'absence de sac rétro-cérébral développé aussi bien que de repli cuticulaire, on ne peut qu'avec doute homologuer à la place où se trouvent ces formations chez *Notommata* et *Diglena*. En somme on arrive à cette disposition par : 1° la suppression de toute la partie infraorale du champ ciliaire de ceux-ci ; 2° la raréfaction des cils accompagnée comme toujours de leur différenciation. Un intermédiaire est réalisé par *Pr. decipiens* (Ehrbg) où l'appareil ciliaire est disposé exactement comme celui de *D. forcipata*, mais ne se prolonge pas en arrière de la bouche.

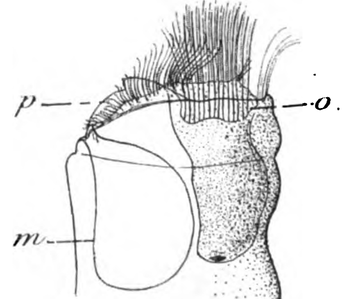


Fig. 5. — *Proales petromyzon* (Ehrbg) ; tête, vue latérale × 700 environ. Mêmes lettres.

5° L'appareil rotateur de *Pedalion mirum* Hudson

Cette forme a été bien décrite par Hudson (1886), puis par Levander (1894) ; il n'en existait néanmoins pas de figure

montrant bien les caractères sur lesquels nous devons insister. Elle paraît s'écarter beaucoup des précédentes, tout en réalisant entièrement le type conventionnel de l'appareil rotateur ; mais décrivons-la d'abord (fig. 6). La surface supérieure tronquée de la tête est occupée par un vaste champ nu à la partie ventrale duquel le cerveau est immédiatement accolé. Ce champ est divisé en deux lobes, droit et gauche ; une bande finement ciliée en fait le tour, interrompue par une lacune dorsale entre ceux-ci, tandis que ventralement elle s'élargit un peu, porte la bouche en son milieu, se continue avec l'œsophage cilié et se prolonge vers le bas en une lèvre inférieure courte, mais saillante presque horizontalement. Elle est bordée en haut par une rangée de cils longs et forts qui passe au-dessus de la bouche (c'est elle qui donne lieu, par une illusion bien analysée par ZELINKA, **1886**, chez *Callidina*, à l'apparence d'une double roue tournante qui a tant frappé les anciens observateurs et d'où provient le nom d'organe rotateur) ; elle l'est en bas par une autre rangée de cils beaucoup plus courts, guère plus longs que les siens, qui borde également la lèvre inférieure. Tous les cils qui tapissent celle-ci sont beaucoup plus longs que ceux du reste.

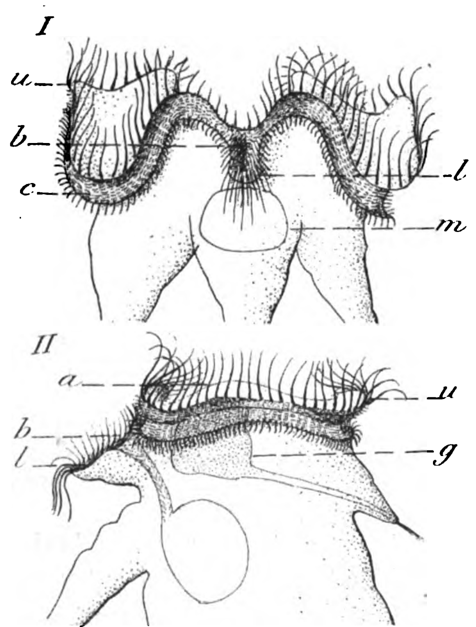


FIG. 6. — *Pedalion mirum* HUDSON : extrémité supérieure × 250 environ. I, vue ventrale ; II, vue latérale. Mêmes lettres que les précédentes, et : *a*, champ apical ; *u*, trochus ; *l*, lèvre inférieure.

Au fond, cette disposition n'est pas si éloignée qu'elle le paraît de celle de *Notommata* : le large champ nu de *Pedalion* correspond au petit espace frontal de celui-ci ; il s'est chez le premier

considérablement rétréci en même temps que le cerveau s'enfonçait dans la profondeur, mais ses rapports primitifs avec lui sont encore attestés par la présence des orifices de l'appareil rétro-cérébral (celui-ci n'a pu être décelé chez *Pedalion mirum*, mais chez *Pterodina clypeata* où l'organe rotateur est tout à fait analogue sauf l'absence de lèvre inférieure, il en existe un rudiment avec deux conduits débouchant à droite et à gauche sur l'espace apical). La bande ciliaire qui entoure ce champ est naturellement beaucoup plus développée, tandis que la ciliation ventrale a subi une régression, l'animal étant pélagique au lieu de ramper parmi les végétaux, et pourtant la lèvre inférieure est encore bien marquée. Enfin la présence de cils plus longs sur les deux bords du sillon cilié, surtout le supérieur, est commandée chez un animal nageur par des raisons purement mécaniques. Quant à l'interruption dorsale elle est tout à fait secondaire et on en rencontre de semblables à chaque instant dans l'étude des appareils rotateurs, même chez des types très voisins.

La disposition réalisée chez *Pedalion* est, nous n'avons pas besoin de le rappeler, celle qui se rencontre, en outre de *Pterodina*, chez les Ploïmes, dans les Philodinidés parmi les Bdelloïdes et les Mélicertiens chez les Rhizotes, avec des complications secondaires (présence d'une trompe, lobes plus nombreux). C'est à elle qu'on a emprunté le type prétendu fondamental de l'organe rotateur où l'on décrit les deux couronnes supra- et infra-orale sans insister d'habitude sur le sillon cilié qui les sépare ; mais on a trouvé celui-ci dans la plupart de ces formes dès qu'on a voulu y regarder de près. LEVANDER l'avait déjà vu dans *Pedalion* (1894), PLATE l'a signalé dans *Pterodina* (1889), ZELINKA dans *Callidina* (1886), HLAVA dans *Conochiloides* (1905), et bien qu'il ne figure pas dans les descriptions nombreuses de *Melicerta ringens*, j'ai pu m'assurer de sa présence chez cette forme où les cils sont, il est vrai, fort ténus.

6° L'appareil rotateur de *Cyrtonia tuba* (Ehrenberg)

La couronne ciliaire de *C. tuba* a été bien décrite et figurée par Rousselet (1894) auquel nous devons tout ce que nous savons sur cette espèce dont il a fait à juste titre un genre spécial. Mais ses figures ne se prêtent pas à la comparaison avec les nôtres, et son interprétation a été viciée par la préoccupation des « deux couronnes » classiques bien qu'il ait reconnu qu'elle forme passage entre *Notommata* et *Hydatina*. J'ai eu la bonne fortune de pouvoir me procurer de cette espèce rare quelques exemplaires que j'ai étudiés au point de vue de l'appareil rotateur et qui m'ont fourni des conséquences importantes quant à l'interprétation de celles qui vont suivre.

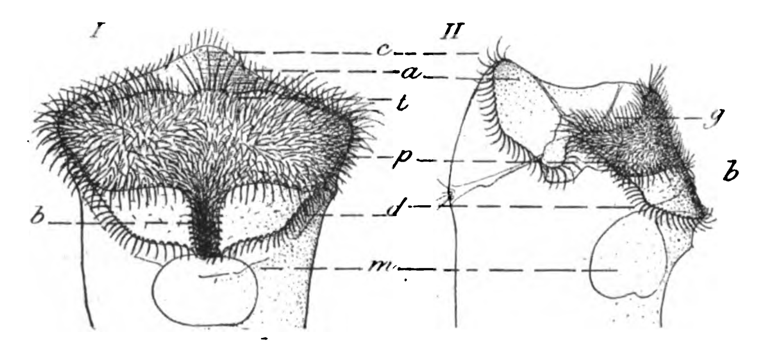


Fig. 7. — *Cyrtonia tuba* (Ehrbg). Extrémité supérieure × 380 environ. Mêmes lettres que les précédentes, et : *t*, touffes ciliaires supérieures ; *d*, arcs ciliaires adoraux.

Chez *Cyrtonia* (fig. 7) il existe encore un vaste champ apical nu qui se relève dorsalement en pointe très obtuse ; il est limité par une rangée de cils assez forts dont la longueur est minima, sans pourtant qu'ils s'interrompent, au sommet de cette pointe, sur la ligne médiane dorsale. Deux soies un peu plus fortes, sans doute sensorielles, se trouvent de part et d'autre de celle-ci. Latéralement la ceinture ciliaire, en décrivant une sinuosité dont les cils sont plus longs, vient se jeter dans les angles d'une aire circumbuccale ciliée qui occupe toute une large troncature antéro-supérieure se raccordant au champ frontal et à la surface du corps. Vue de face, elle a la forme d'un quadrilatère allongé

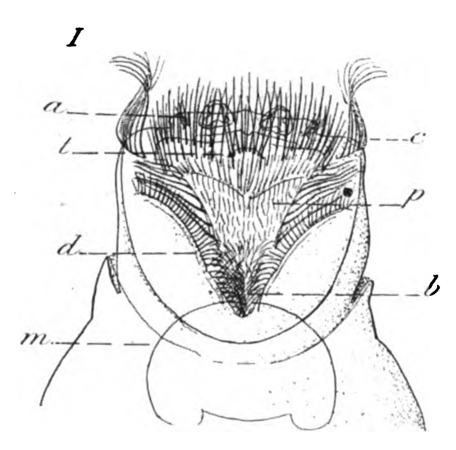
transversalement ; dans sa moitié inférieure se trouve la bouche, fendue dans la hauteur. Elle est bordée de deux rangées de longs cils, incurvés vers son intérieur, qui à son extrémité supérieure se portent transversalement en dehors, divisant l'aire buccale en deux champs superposés. L'inférieur, séparé lui-même en deux moitiés symétriques par la bouche, est nu ou ne porte que quelques cils clairsemés ; il est séparé de la surface du corps par deux arcs ciliaires rejoignant l'extrémité inférieure de la fente buccale. Le supérieur, beaucoup plus vaste, est tout entier tapissé de cils relativement longs (plus que chez *Notommata*), et sa limite supérieure est formée par une rangée de cils très longs, séparés en une touffe médiane plus haute et deux latérales s'abaissant graduellement ; elles bordent immédiatement le champ cilié, au contraire de ce que figure ROUSSELET. A l'angle externe de ce champ, les trois rangées de cils que nous venons de décrire se confondent entr'elles et avec la ceinture circum-apicale, ou plutôt toutes se confondent avec les cils du champ lui-même beaucoup plus longs à cet endroit, ce qui donne lieu à l'apparence d'oreillettes bien vue par ROUSSELET.

Si nous comparons maintenant cette organisation à celle de notre premier type, nous constatons d'abord la dilatation du champ apical comme chez *Pedalion* (le cerveau n'y est pas immédiatement sous-jacent, mais ses nerfs rayonnent vers lui ; le petit nombre d'exemplaires à ma disposition ne m'a pas permis de rechercher l'appareil rétro-cérébral, mais je ne serais pas étonné qu'il en existât un rudiment comme celui que j'ai décrit dans *Hydatina*, [**1906**]). Mais à l'inverse de *Pedalion*, la bande ciliaire qui contourne ce champ s'est réduite à une simple rangée de cils forts (chose déjà réalisée dans quelques Notommatidés : voyez ci-dessus *Proales* et la description de *Notommata distincta* par BERGENDAL, 1892), tandis que l'aire buccale gardait un grand développement. Toutefois sa partie supérieure reste seule complètement ciliée et se borde de cils plus longs, l'inférieure régressée se réduit à deux arcs ciliaires séparés de celle-ci et se rejoignant à l'extrémité inférieure de la bouche, que nous allons

maintenant retrouver chez toutes les formes qu'il nous reste à examiner.

7° L'appareil rotateur d'*Euchlanis dilatata* Ehrenberg

Cette forme très commune a été souvent décrite ; les anciennes descriptions de LEYDIG (1854) et COHN (1858) sont incomplètes, celle d'HUDSON (1872) inexacte, celles plus récentes d'ECKSTEIN (1883), de PLATE (1886), de WEBER (1898), sont correctes et sensiblement concordantes. Mais il n'en avait pas encore été donné de figure détaillée et permettant la comparaison avec les précédentes. Nous reconnaissons à première vue (fig. 8) le champ cilié de *Cyrtonia* où s'ouvre inférieurement la bouche ; mais il est beaucoup plus réduit, triangulaire de forme, et les cils qui le tapissent sont très courts, à l'inverse de ceux qui le bordent : les latéraux, peu nombreux, se portent en dehors, les supérieurs forment trois rangs différenciés de taille croissante à partir du bas et dont le dernier est divisé comme dans la forme précédente en une touffe médiane et deux latérales, un peu plus élevées. Celles-ci en dehors s'incurvent légèrement vers le bas sans rejoindre tout à fait les deux autres côtés du triangle. Les deux arcs ciliaires inférieurs de *Cyrtonia* sont ici bien développés et complètement indépen-



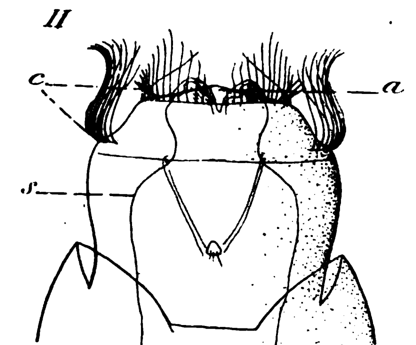


FIG. 8. — *Euchanis dilatata* EHRBG. Tête × 270 environ. I. vue ventrale ; II, vue dorsale. Mêmes lettres que précédemment.

dants du champ ; ils se réunissent en bas sous la bouche, s'incurvent en dehors et se terminent sur les côtés sans se continuer avec ceux dont nous allons parler.

La ceinture circumapicale enclôt un espace beaucoup plus petit, mais qui renferme les deux papilles par où s'ouvre le sac rétro-cérébral, flanquée chacune en dehors d'une petite éminence qui porte des soies sensorielles (elle a été bien vue par PLATE ; cf. les tentacules que nous avons vus chez *Proales petromyzon*). La coupe de la fig. 9 montre les rapports des organes céphaliques identiques à ce qui existe chez *Notommata*. Quant à la ceinture elle-même elle comprend deux parties bien distinctes : une rangée dorsale juste derrière les papilles, dont les cils assez longs s'abaissent et s'interrompent presque sur la ligne médiane ; deux rangées latérales placées notablement plus bas et séparées d'elle par une forte lacune verticale, qui sont formées de cils très longs, très forts, recourbés en dehors, qui rappellent presque des oreillettes (la présence de cils plus longs aux extrémités latérales de la couronne est, nous l'avons vu, un fait fréquent, surtout chez les formes dont le corps est autant ou plus large que celle-ci ; elle s'explique évidemment par des raisons mécaniques fort simples). Ces deux arcs latéraux de la ceinture postérieure restent séparés par un certain espace de ceux qui passent sous la bouche ; les rangées limitant le champ ciliaire ventral arrivent entre les deux et

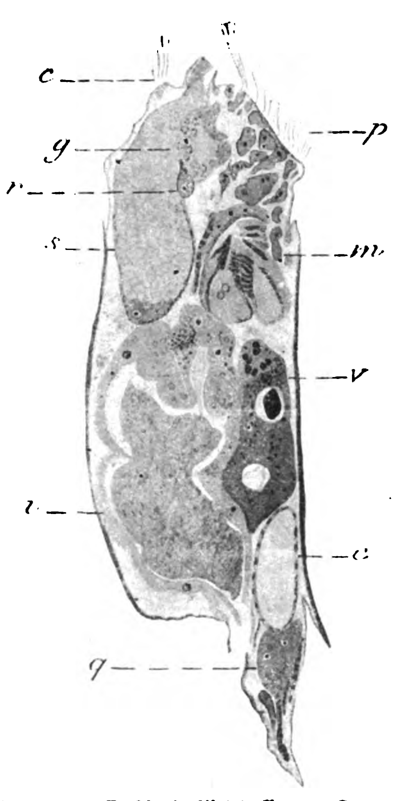


FIG. 9. — *Euchlanis dilatata* EHRBG. Coupe sagittale paramédiane × 350. Mêmes lettres.

ne les touchent pas davantage. Toutes les espèces d'*Euchlanis* sont conformes à ce type.

8° L'appareil rotateur d'*Hydatina senta* (O. F. Müller)

Cette forme, si favorable à l'étude et dont pourtant nous ne possédons pas une monographie détaillée, a eu sa couronne figurée et décrite autrefois par Cohn (**1856**) et Leydig (**1857**), plus récemment par Plate (**1886**), qui l'a fait correctement. L'importance de son interprétation étant grande, j'en redonne néanmoins une figure (fig. 10). Elle diffère somme toute fort peu des deux précédentes : le champ ciliaire suprabuccal est encore plus réduit que chez *Euchlanis*, tapissé de cils très fins qui plongent dans la bouche. Ils ne montent pas tout à fait jusqu'aux deux rangées de cils forts, les supérieurs plus grands et plus espacés, qui le limitent et sont eux-mêmes surmontés, toujours comme chez elle, par trois touffes de cils, qui, simple bordure du champ chez *Cyrtonia*, sont ici extrêmement différenciées. Tout d'abord elles sont formées de lamelles triangulaires très larges, que leur dissociation aisée sous l'influence des réactifs montre, aussi bien que l'étude histologique, être de véritables cils

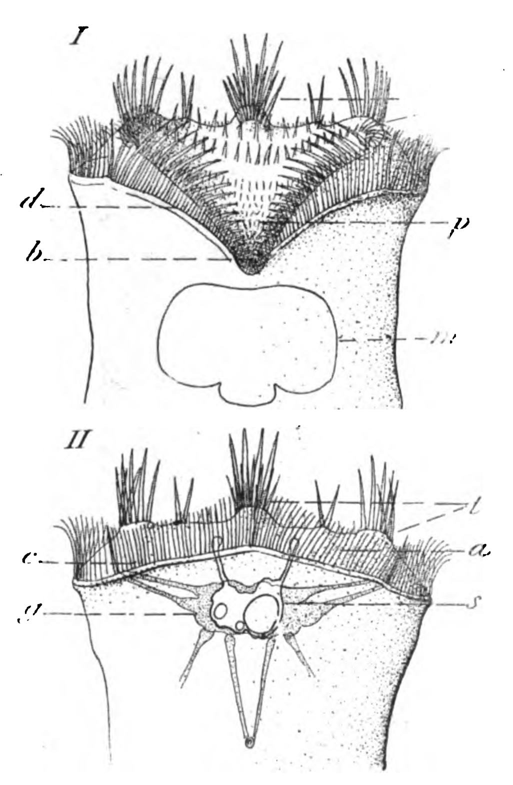


Fig. 10. — *Hydatina senta* (Muller). Tête × 260 environ. I, vue ventrale ; II, vue dorsale. Mêmes lettres.

composés. Comme elles n'ont pas encore en français de nom qui s'applique bien à elles, je propose de les appeler *membranelles* ainsi que celles des Infusoires Hétérotriches auxquelles elles sont absolument comparables au point de vue histologique comme cils composés, au point de vue morphologique général comme différenciation d'un champ ciliaire d'abord homogène.

La touffe médiane se décompose en deux rangées de membranelles superposées : une ventrale presque sessile en a sept, une dorsale, portée sur une éminence très saillante, en a quatre. Les deux latérales, également portées par des surélévations du champ, se décomposent elles-mêmes, cette fois dans le sens transversal, en deux : la partie interne a deux membranelles, rarement trois, l'externe en a cinq d'après PLATE, plus souvent d'après mes observations six ou sept ; les dernières s'infléchissent vers le bas et restent séparées par une lacune de deux rangées, de membranelles également, qui limitent le champ ciliaire sur les côtés et plongent avec lui dans la bouche. L'ensemble constitue ce que les auteurs ont appelé la « couronne préorale » de l'Hydatine. Mentionnons un détail non vu par PLATE : ces deux rangées latérales sont doublées chacune d'une rangée de cils ordinaires très régulièrement intercalés entr'elles. A la partie inférieure, ils se continuent par deux touffes linéaires dans l'intérieur de la bouche au-dessous des dernières membranelles ; à la partie supérieure, par deux petits arcs ciliaires doublant les touffes latérales et se continuant avec la plus inférieure des deux rangées transversales décrites tout à l'heure (qui sont formées également de membranelles, mais plus petites).

Une ceinture postérieure de cils fins et serrés court parallèlement aux trois touffes supérieures et un peu plus bas. Elle enclôt un champ apical bien étroit comparé à ceux de *Cyrtonia* ou de *Pedalion*, mais où aboutissent les deux tractus qui terminent l'appareil rétro-cérébral rudimentaire décrit par moi chez cette forme (un peu en arrière de la touffe médiane, par conséquent,

et non de part et d'autre d'elle comme je l'ai dit par erreur dans ma note 1906). Elle se continue avec les arcs ciliaires adoraux se réunissant sous la bouche et formés de cils semblables, sans autre démarcation qu'une inflexion où s'insère une forte soie sensorielle (deux autres soies semblables existent plus dorsalement, sans doute homologues de celles que j'ai signalées dans *Cyrtonia*). L'ensemble forme la couronne postorale des auteurs.

A côté de l'appareil rotateur de l'Hydatine, il faut placer celui des Brachions qui lui sont rattachés par l'intermédiaire du genre *Notops*. Il a été bien figuré par ECKSTEIN (1883) chez *Brachionus urceolaris* MÜLLER, ce qui me dispense de le dessiner à nouveau. Là est encore plus accentuée la disposition en double couronne (profondément différente comme on le voit de celle de *Pedalion* et des Mélicertiens), compliquée par la présence de lobes qui s'intercalent entre les épines de la carapace. La « couronne pré-orale » forme trois lobes (voir le schéma K, fig. 13), les deux latéraux larges, bordés de cils forts et longs mais sans autre différenciation, le dorsal très long et où l'on reconnaît à première vue la touffe médiane postérieure de l'Hydatine. Toute la surface de ces lobes est tapissée de cils très fins, bien figurés par ECKSTEIN et dont j'ai moi-même constaté la présence sur plusieurs espèces de Brachions. Ils se continuent avec la ciliation de l'entonnoir buccal. Quant à la « couronne postorale », elle comprend deux lobes dorsaux bordés par la ceinture circumapicale, deux ventraux — non raccordés aux précédents — par les arcs adoraux. Je n'insiste pas sur la disposition des soies sensorielles.

III. LA CONCEPTION GÉNÉRALE DE L'APPAREIL ROTATEUR ET SES VARIATIONS

Il nous est maintenant facile de nous faire une idée générale de l'appareil rotateur et de concevoir une forme simple, apparemment primitive, dont il nous sera aisé de faire dériver toutes les autres par des modifications étroitement liées au genre

de vie. J'espère pouvoir prouver ailleurs, en sortant du groupe des Rotifères, que c'est en effet une voie qu'a dû suivre la différenciation phylogénique et qui explique seule les ressemblances et les rapports entre un certain nombre de formes animales. Nous ferons ce type morphologique intermédiaire à *Notommata* et à *Pedalion* (fig. 11).

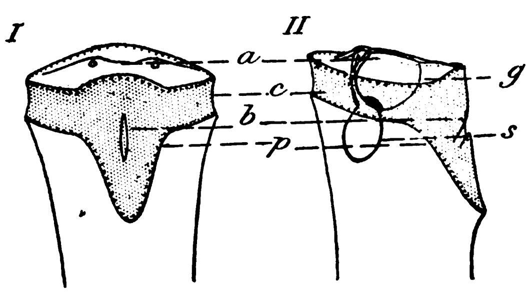


FIG. 11. — Schéma du type général de l'appareil rotateur. Mêmes lettres.

Un large champ apical nu, qui représente le point de l'ectoderme où s'est différencié le cerveau (celui-ci n'est plus en contact direct avec lui chez les Rotifères). Il n'a jamais de cils moteurs, mais porte fréquemment des soies et organes sensoriels. C'est, en un mot, pour lui donner son véritable nom qui indique du coup ses homologies, une *plaque syncipitale.* L'on y trouve encore les orifices du sac rétro-cérébral, différenciation glandulaire de l'ectoderme apical qui s'applique à la face postérieure du cerveau. Ce champ est entouré d'une bande finement ciliée que nous appellerons *bande circumapicale.* En avant elle s'élargit pour se jeter, sans démarcation nette, dans un vaste champ ventral également cilié où s'ouvre la bouche et que nous appellerons la *plaque buccale;* nous y distinguerons dès à présent, en vue de l'étude des modifications qui vont suivre et bien qu'elles ne soient pas séparées chez ce type primitif, une portion supra-orale, une adorale et une infra-orale. Si nous admettons que des cils un peu plus forts, surtout au bord supérieur, suivent les contours de cet appareil ciliaire (qui présente comme on le voit la forme d'une bague avec son chaton), on pourra dire que ce schéma diffère peu du schéma classique dans lequel DELAGE et HÉROUARD (1897) et HARTOG (1901) ont compris correctement la ciliation de l'espace compris entre les deux couronnes. Il en diffère pourtant : 1° par l'importance majeure

attribuée à cette ciliation, dont les couronnes ne sont qu'une différenciation non constante ; 2° par la distinction essentielle entre la portion buccale et la portion circumapicale.

Chez *Notommata*, forme rampante (fig. 12 A) la tête s'allonge et le cerveau s'enfonce dans la profondeur ; l'aire syncipitale se réduit par suite à une petite dépression nue que permettent seuls d'homologuer les conduits de l'appareil rétro-cérébral. Une bande circumapicale plus ou moins développée le contourne, peu distincte de la plaque buccale qui au contraire est très étendue et se prolonge loin en arrière de la bouche, souvent différenciée en lèvre inférieure. Sa ciliation uniforme constitue, comme chez une Planaire, le seul moyen de locomotion de l'animal quand il rampe ou nage lentement. Quand il nage avec vigueur, apparaissent deux oreillettes qui ne sont qu'une différenciation latérale de l'appareil ciliaire, invaginable et à cils allongés. Chez *Diglena* (fig. 12 B) le type est identique, sauf la disparition totale de la ceinture circumapicale inutile à la reptation (ce type est aussi réalisé fort loin de là dans *Adineta*, correspondant au second type bdelloïdique d'HUDSON [**1886**]). Chez des formes moins exclusivement rampantes, on observe une série de régressions à partir des deux précédents, avec développement varié des diverses parties, mais le plus souvent disparition de la portion infra-orale comme nous l'avons décrit chez *Proales* et *Furcularia*. On remarquera que ces deux formes tendent par simplification à la constitution d'un cercle ciliaire unique, supra-oral chez l'une, infra-oral chez l'autre (Cf. ma description de *Drilophaga Delagei* DE BEAUCHAMP et *Pleurotrocha parasitica*, JENNINGS **1905** *b*) et que ceux-ci ne préjugent ainsi nullement l'existence d'un type normal à deux couronnes. Ces exemples suffisent à indiquer les très nombreuses variations qu'offrent les Notommatidés dans leur appareil ciliaire, suivant le genre de vie, et dans la revision si nécessaire de cette famille il sera aisé de les y rattacher presque toutes (voir les figures de BERGENDAL, **1892**).

Dans un second groupe de formes, la disposition est précisément

inverse : élargissement de la bande circumapicale, réduction de la plaque buccale qui ne sert plus à la reptation ; chez *Pedalion mirum* (fig. 12 D) et quelques Mélicertiens elle forme encore une lèvre inférieure, jouant sans doute un rôle dans la préhension des aliments et qui manque dans l'autre espèce du genre *Pedalion* (voir LEVANDER, 1894). Les deux bords de l'appareil ciliaire se garnissent de cils beaucoup plus longs, surtout au bord supérieur, qui prennent le rôle principal dans la propul-

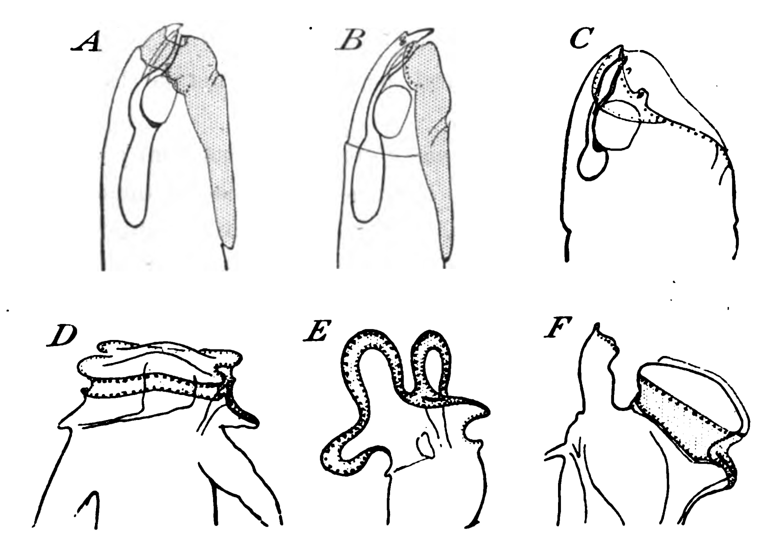


FIG. 12. — Schéma de quelques appareils rotateurs : *A, Notommata ; B, Diglena ; C, Eosphora ; P, Pedalion ; E, Melicerta ; F, Callidina.*

sion chez les formes nageantes, dans l'adduction des particules alimentaires chez les fixées, tandis que la ciliation qui les sépare devient très fine. Il y a d'ailleurs une division du travail connue depuis longtemps entre ces parties : le trochus, mettant l'eau en mouvement dans le sens vertical, produit la progression ou amène les particules flottantes à portée du cingulum et de la bande ciliée qui les acheminent vers la bouche, dans le plan horizontal. Ce type correspond à l'un des deux types rhizotiques d'HUDSON et l'un de ses deux types bdelloïdiques : il est en effet réalisé, chez les Ploïmes, dans la famille des

Pterodinidés (1), chez les Scirtopodes, chez les Rhizotes Mélicertiens où il se complique peu à peu en se lobant pour augmenter l'étendue de la ligne ciliaire utile (fig. 12 *e*), enfin chez les Bdelloïdes dans leur principale famille, les Philodinidés, où apparaît un nouvel organe, la trompe, en rapport avec le mode particulier de reptation (fig. 12 F). Je n'insiste pas sur celle-ci, ZELINKA (**1891**) ayant magistralement démontré par l'embryologie qu'elle correspond à une partie médiane du champ apical lui-même, qui a donné naissance à la partie postérieure du cerveau et se déplace ensuite vers le dos : si ces animaux avaient un sac rétro-cérébral, c'est au sommet de la trompe qu'il s'ouvrirait.

Parlons ici du cas d'*Eosphora digitata* EHRBG dont j'ai publié une figure l'année dernière (**1905** *a*). Elle possède dorsalement (fig. 12 C) deux couronnes, dont la supérieure est interrompue par deux protubérances oculaires ; un peu en avant d'elle, deux tentacules sétigères et les orifices du sac rétro-cérébral. Latéralement, les deux couronnes se réunissent en une seule qui vient se fermer sous la bouche. Nous avons là un cas analogue au précédent par la duplicité postérieure des couronnes dérivées de la bande circumapicale, mais avec disparition complète de la plaque buccale. La raison en est simple : en dehors des formes rampantes, celle-ci sert à amener à la bouche les débris ou les petits êtres vivants dont se nourrit l'animal. Quand son régime se compose de proies vivantes de grande taille, qu'il saisit directement avec un mastax forcipé plus ou moins préhensile, ce qui est le cas ici, elle n'a plus de raison d'être et disparaît. *Eosphora digitata* nous mène par l'intermédiaire de *Triphylus lacustris* (EHRBG) qui a le même type aux *Asplanchna* dont les mœurs sont les mêmes et où n'existe plus qu'un cercle ciliaire simple (voyez MASIUS, **1890**, et les autres descriptions des auteurs

(1) On compte souvent parmi les Ploïmes à couronne double les Microcodonidés ; je n'ai pu encore les étudier à ce point de vue, mais un coup d'œil sur les figures des auteurs suffit à montrer que les deux couronnes sont réalisées par un processus tout différent et rappelant plutôt ce que nous allons voir tout à l'heure. Au contraire le genre *Triarthra* paraît se rapporter au type *Pedalion* avec simplification.

LEYDIG, **1854**, PLATE, **1886**, etc.), la couronne supérieure d'*Eosphora* ayant disparu tandis que les protubérances oculaires et les tentacules qui l'accompagnaient persistent sur le champ frontal relevé en deux bosses de l'*Asplanchna*.

Cyrtonia nous mène à un quatrième grand type (fig. 13 H) : champ apical bien développé, la bande qui l'entoure réduite à une simple rangée de cils, plaque buccale très large, mais sa partie infra-orale ayant complètement disparu et sa partie adorale réduite aux deux arcs ciliaires qui la limitent en bas.

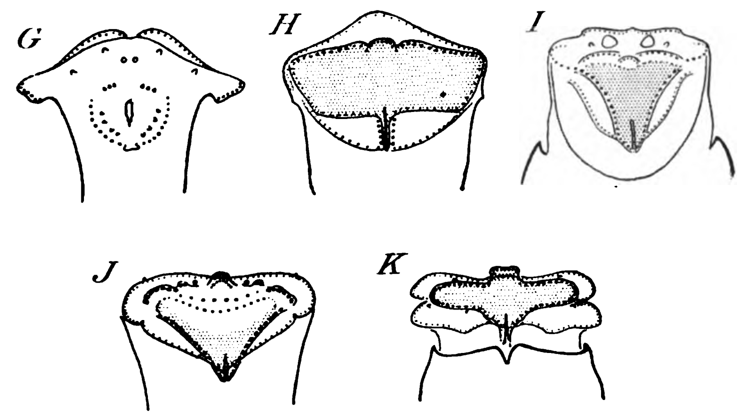


FIG. 13. — Schéma de quelques appareils rotateurs : *G, Synchæta* ; *H, Cyrtonia* ; *I, Euchlanis* ; *J, Hydatina* ; *K, Brachionus*.

Cette plaque est bordée de cils longs (1) qui forment au bord supérieur une touffe médiane et deux latérales.

Ces caractères se modifient peu en passant aux *Euchlanis* et *Hydatina* (fig. 13, I et S), par la diminution simultanée de l'espace apical et de la ciliation de la plaque buccale (en rapport toujours avec le mastax : ces deux genres ont un mastax malléé ou sub-malléé, légèrement préhenseur, tandis que celui de *Cyrtonia*, malléo-ramé, ne l'est pas du tout). En même temps,

(1) Chez les formes rampantes, nous avons trouvé une ciliation uniforme; chez les nageuses les cils marginaux de toute aire ciliée sont beaucoup plus longs que les autres ; ce n'est pas une simple coïncidence : quand les cils doivent agir sur une surface solide, s'ils n'étaient pas tous de même taille, une partie d'entre eux ne toucheraient pas le substratum et n'agiraient pas. Quand ils doivent au contraire battre l'eau, les marginaux ont un champ d'action et une résistance a vaincre beaucoup plus grands, et ils grandissent par excitation fonctionnelle.

la différenciation histologique des cils bordant cette plaque atteint un haut degré et les arcs ciliaires adoraux arrivent à se raccorder directement à la ceinture circumapicale en une couronne infra-orale unique, plus ou moins comparable, quoique formée par des intermédiaires tout différents, à celle du type *Pedalion*.

Mais on ne peut nullement homologuer, comme l'ont fait jusqu'ici les auteurs, la ceinture préorale du Brachion ou de l'Hydatine à celle du Pédalion ou de la Mélicerte, la première entourant une partie du champ buccal, à ciliation prolongée dans la bouche (qui par une régularisation secondaire arrive chez *Brachionus* (fig. 13 K) à tapisser le sommet apparent de la tête et rejette dorsalement le véritable espace apical), la seconde ce champ apical lui-même, toujours nu ou ne portant que des soies sensorielles. Le « pseudotrochus » plonge à la partie inférieure dans la bouche, le trochus se ferme au-dessus d'elle ; il est vrai que dans le cas, qui peut exister, d'interruption ventrale, ce caractère n'est pas appréciable. Les deux dispositions à double couronne, si semblables que tous les auteurs jusqu'ici les ont identifiées, sont différentes à un tel point qu'on ne peut les concevoir reliées que par l'intermédiaire du schéma que nous avons construit et qui se trouve ainsi justifié.

Nous savons qu'au type des Hydatinidés se rattache celui des Brachionidés, et celui des Anuræidés qui en sont proches. A celui moins différencié des Euchlanidés (1) il faudra sans doute rapporter, avec des variations analogues à celles qui se présentent chez les Notommatidés, et souvent plus voisines de celles-ci, les dispositions de l'appareil rotateur dans les quatre familles des Dinocharidés, Coluridés, Cathypnidés et Salpinidés, que je n'ai pas eu le temps d'étudier en détail. Il nous faut encore rattacher à nos descriptions deux autres cas où l'appareil rotateur a été bien décrit : celui des Synchætidés,

(1) Le cas particulier de la division de chaque demi-ceinture circumapicale en deux arcs superposés chez *Euchlanis* semble, quand on le rapproche de ce que nous avons vu chez *Eosphora*, devoir faire admettre que ces deux arcs dérivent des deux lèvres de la bande ciliée primitive, correspondant ainsi à deux portions de trochus et de cingulum.

qu'on trouvera figuré dans l'excellente monographie de Rousselet (1902) et dont je donne le diagramme fig. 13 A, comprend une ceinture apicale simple, très étendue vu la forme de la tête, mais dissociée en deux arcs ciliaires dorsaux et deux oreillettes latérales, plus deux arcs ciliaires flanquant la bouche. En un mot c'est celui de *Cyrtonia*, moins la plaque suprabuccale ciliée. Sa disparition est due toujours à la même cause : animal carnassier à mastax préhenseur (1). On peut en dire exactement autant des Rattulidés si bien étudiés par Jennings (1904), où la disposition est la même, sauf que la petitesse de la tête entraîne le faible développement de la ceinture postérieure (dans les deux groupes, le sac rétro-cérébral que j'y ai décrit le premier s'ouvre à son intérieur) ; elle rejoint deux arcs ciliés flanquant le mastax protactile et suceur.

Je n'énumère pas les quelques familles non encore mentionnées dont l'étude détaillée n'a été faite ni par moi, ni par les auteurs ; j'ai pu d'ores et déjà m'assurer qu'elles ne présentent rien de fondamentalement différent des précédentes, et j'ai jugé inutile d'attendre pour publier ce travail d'avoir eu le temps et l'occasion de rassembler des données qui n'en auraient pas modifié les grandes lignes. Un seul cas, fort aberrant, ne rentre pas dans les descriptions précédentes : c'est celui de la ciliation des Flosculariens. Elle a donné lieu à plusieurs interprétations, dont les principales sont celles d'Hudson (1886) et de Hlava (1905), également erronées. Une observation récente sur *Stephanoceros fimbriatus* (Goldfuss) dont les cinq bras ne sont que les lobes de l'entonnoir des *Floscularia* prolongés, m'en a procuré la clef, avec une confirmation éclatante de la généralité de mon schéma. Chez *Stephanoceros* au moment de l'éclosion existe une bande circumapicale bien nette, semblable en tous points à celle des jeunes Mélicertiens, avec un trochus développé, entourant un champ nu où se trouvent les yeux. Elle aboutit à une plaque buccale sur laquelle s'élèvent radiai-

(1) Ces corrélations de l'appareil rotateur avec le mastax, liées au mode de progression et d'alimentation, ont été déjà mises en évidence par Wesenberg-Lund (1899).

rement autour de la bouche cinq bourrelets garnis de très longs cils, ébauches des cinq bras, d'abord invaginées, puis saillantes (fig. 14). Donc l'entonnoir des Flosculariens, placé secondairement dans l'axe du corps et différencié en une véritable nasse pour la capture des proies, représente la seule plaque buccale, dont il a conservé en partie la ciliation à son intérieur, et la ceinture circumapicale a totalement disparu chez l'adulte.

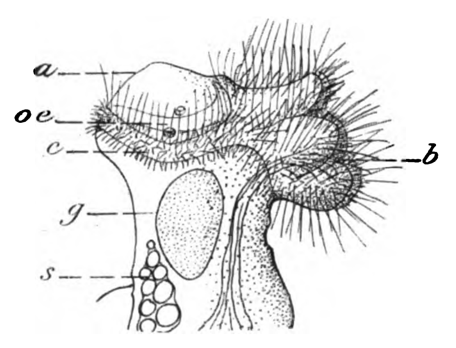


FIG. 14. — *Stephanoceros fimbriatus* GOLDFUSS) jeune; tête, vue latérale, × 360 environ. Mêmes lettres que précédemment.

IV. CONCLUSIONS

En résumé : l'appareil rotateur se compose fondamentalement d'une plaque ciliée buccale et d'une bande ciliée circumapicale. Toutes ses formes si variées n'en sont que des différenciations étroitement conditionnées par le mode de vie de l'animal : la reptation entraîne un grand développement de la plaque ventrale qui régresse chez les formes nageuses ou fixées où elle ne sert plus qu'à l'adduction des aliments et disparaît totalement chez les formes carnassières à mastax préhenseur ou suceur. Une ceinture terminale de cils forts se différencie chez les premières pour la nage ou l'adduction de la nourriture, aux dépens soit de la bordure du champ apical soit de la plaque buccale elle-même. Ces diverses différenciations se faisant dans des sens et par des voies multiples, il est le plus souvent parfaitement vain de vouloir homologuer un cercle ciliaire d'une espèce donnée à l'un des cercles d'une autre prise arbitrairement comme type. Il ne le serait pas moins (bien que l'appareil rotateur soit appelé à rendre de grands services en systématique pour l'étude des rapports entre des formes voi-

sines) de baser une classification sur des caractères aussi nettement adaptatifs et de conclure de ses ressemblances, comme l'a fait Wesenberg-Lund, à des parentés réelles : il est certain que *Diglena* et *Adineta, Pedalion* et *Melicerta,* voire *Euchlanis* et *Hydatina,* ne dérivent pas d'un ancêtre unique présentant les caractères qui leur sont communs et s'opposant par eux à l'ensemble des Rotifères, mais ont acquis, aux dépens d'une disposition primitive analogue à notre schéma qui permet seul de les relier, des caractères identiques sous l'influence de conditions identiques.

Sans entrer pour le moment dans la comparaison de l'organe rotateur avec les appareils analogues qui se rencontrent, surtout à l'état larvaire, dans des groupes voisins, je voudrais dès à présent généraliser ces conclusions : au lieu de chercher entre toutes ces formations des homologies qui ne sont pas réelles, car elles ne dérivent certainement pas toutes d'un type commun différencié comme la fameuse « double couronne », on ferait beaucoup mieux de mettre en évidence les procédés morphologiques et les conditions mécaniques et biologiques semblables qui sont arrivées à les produire analogues aux dépens d'une ciliation originairement indifférenciée.

OUVRAGES CITÉS

1905*a*. Beauchamp (P. Marais de). Remarques sur *Eosphora digitata* Ehrbg. et description de son mâle. (*Arch. Zoologie Expérimentale* (4), vol. III, *Notes et revue*, p. CCXXV-CCXXXIII.)

1905*b*. Beauchamp (P. Marais de). Remarques sur deux Rotifères parasites (*Bull. Soc. Zoologique de France,* vol. XXX, p. 117-124.)

1905*c*. Beauchamp (P. Marais de). Sur l'organe rétrocérébral de certains Rotifères. (*C. R. Acad. des Sciences,* Paris, t. CXLI, pp. 361-363.)

1906. Beauchamp (P. Marais de). Nouvelles observations sur l'appareil rétrocérébral des Rotifères. (*C. R. Acad. des Sciences,* Paris, t. CXLIII, pp. 249-251.)

1856. Cohn (F.). Ueber Fortplanzung der Rädertiere. (*Zeitschr. wissensch. Zoologie*, Bd VII, pp. 430-86, pl. XXIII-XXIV.)

1858. Cohn (F.). Bemerkungen über Rädertiere. (*Zeitschr. wissensch. Zoologie*, Bd XIX, pp. 284-94, pl. XIII.)

1872. Cubitt (Ch.). On the homological position of the Members constituting the thecated section of the Class Rotifera. (*Monthly Microsc. Journal*, vol. VIII, pp. 5-12.)

1897. Delage (Y.) et E. Hérouard. Traité de Zoologie concrète, vol. V. (Vermidiens) Paris.

1883. Eckstein (K.). Die Rotatorien der Umgegend Giessen. (*Zeitschr. wissensch. Zoologie*, Bd. XXXIX, pp. 343-443, pl. XXIII-XXVIII.)

1901. Hartog (M.). Rotifers, Gastrotricha and Kinorhyncha. (*Cambridge Natural History*, vol. II, p. 197-238, London.)

1905. Hlava. (St.) Beitrage zur Kenntniss der Rädertiere : 1° Ueber die Anatomie von *Conochiloides natans* (Seligo). (*Zeitschr. wissensch. Zoologie*, Bd LXXX, pp. 282-326, pl. XVII-XVIII.)

1872. Hudson (C. T.). On *Euchlanis triquetra* and *E. dilatata*. (*Monthly Microsc. Journal*, vol. VIII, pp. 97-100, pl. XXVIII.)

1886. Hudson (C. T.). et P. H. Gosse. The Rotifera or Wheel Animalcules, both British and Foreign. London.

1904. Jennings (H. S.). Rotatoria of the United States : II. A Monograph of the Rattulidæ. (*Bull. U. S. Fish Commission for* 1902, pp. 273-352.)

1894. Levander (K. M.). Beitrage zur Kenntniss der *Pedalion*-Arten. (*Acta Soc. pro flora et fauna fennica*, vol. XI, 33 p., 1 pl.)

1854. Leydig (Fr.). Ueber den Bau und die systematische Stellung der Rädertiere. (*Zeitschr. wissensch. Zoologie*, Bd. VI, pp. 1-120, pl. I-IV.)

1890. Masius (J.). Contribution à l'étude des Rotateurs (*Arch. Biologie*, vol. X, pp. 651-682.)

1886. Plate (L.). Beitrage zur Naturgeschichte der Rotatorien. (*Jenaische Zeitschr. für Naturwiss*, Bd. XIX, p. 1-120, pl. I-III.)

1889. Plate (L.). Ueber die Rotatorienfauna des bottnischen Meerbusens, nebst Beiträgen zur Kenntniss der Anatomie der Philodiniden und der systematischen Stellung der Rädertiere. (*Zeitschr. wissensch. Zoologie*, Bd XLIX, pp. 1-42, pl. I).

1894. Rousselet (Ch.-F.) *Cyrtonia* n. g. *tuba* (Ehrenberg). (*Journ. Queckett Microsc. Club* [2], vol. V, pp. 433-35.)

1902. ROUSSELET (CH.-F.) The genus *Synchæta* : a Monographic Study. (*Journ. Royal Microsc. Society for* 1902, pp. 269-290, 393-412, pl. III-VIII.)

1898. WEBER (E. F.). Faune rotatorienne du bassin du Léman. (*Revue Suisse de Zoologie*, vol. V, pp. 263-785.)

1899. WESENBERG-LUND (C). Danmarks Rotifera. I. (*Vidensk. Meddel. Naturhist. Foren. Kjœbenhavn*, pp. 1-145, pl. I-II.)

1886. ZELINKA (C.). Studien über Rädertiere : I. Ueber die Symbiose und Anatomie von Rotatorien aus dem genus *Callidina*. (*Zeitschr. wissensch. Zoologie*, Bd XLIV, pp. 396-507, pl. XXVI-XXIX.)

1892. ZELINKA (C.). Studien über Rädertiere : III Ueber Entwicklungsgeschichte der Rädertiere, nebst Bemerkungen über ihre Anatomie und Biologie. (*Zeitschr. wissensch. Zoologie*, Bd LIII, pp. 1-159, pl. I-VI.)

(*Travail du Laboratoire d'Anatomie comparée de la Sorbonne et de la station biologique de Roscoff.*)

ARCHIVES DE ZOOLOGIE EXPÉRIMENTALE ET GÉNÉRALE
IVe Série, Tome VI, p. 31-72, pl. I et II
25 Février 1907

ÉTUDES ET RECHERCHES SUR LES ÉDENTÉS TARDIGRADES ET GRAVIGRADES

PAR

R. ANTHONY
Directeur-adjoint du laboratoire maritime du Museum d'Histoire naturelle
Chef des travaux de l'École des Hautes Études à la Station physiologique du Collège de France.

INTRODUCTION

Dans les traités de Zoologie les plus récents aussi bien que dans les mémoires originaux les plus modernes et les mieux conçus, les auteurs séparent avec trop de soin encore les Tardigrades ou Paresseux actuels (famille des *Bradypodidae*) des Gravigrades disparus (*Mylodon, Megalonyx, Scelidotherium, Megatherium*, etc). Les premiers de taille relativement réduite sont des animaux aux formes grêles présentant les caractères de l'adaptation extrême à la vie arboricole. Les seconds, de taille souvent gigantesque, aux formes toujours lourdes et massives devaient, si l'on en juge par l'ensemble de leur morphologie, mener une existence terrestre et peut-être semifouisseuse. Si l'on y regarde de près, on ne tarde pas à s'apercevoir que ces différences générales de forme et d'aspect tiennent surtout à des différences de mode de vie et que les

Gravigrades et les Tardigrades ont en somme un ensemble de caractères communs portant plus spécialement sur les parties anatomiques les moins exposées aux modifications que peut entraîner une existence arboricole dans le cas des Tardigrades, terrestre et semi-fouisseuse dans celui des Gravigrades.

Sans vouloir nous engager ici plus à fond dans l'examen de la question des rapports morphologiques des deux groupes, rappelons seulement les caractères communs de leur bassin, de leur omoplate, de leur arc jugal et enfin de leur dentition caractéristique d'un régime essentiellement végétal.

Ces similitudes morphologiques suffiraient déjà à elles seules à légitimer la réunion des Tardigrades et des Gravigrades. si la Paléontologie ne venait encore fournir à cette manière de voir un appoint important. En étudiant les fossiles des couches tertiaires les plus inférieures de la Patagonie, on est arrivé à découvrir des formes animales présentant un ensemble de caractères qui permettent de voir en eux les ancêtres communs possibles des Tardigrades actuels et des Gravigrades disparus. Je ne veux point remonter ici jusqu'au *Protobradys harmonicus* Amegh., animal encore trop mal connu, qu'Ameghino considère comme cet ancêtre ; je veux simplement parler des nombreuses espèces du genre *Hapalops*. L'examen des planches dont Scott (**1903**) a illustré sa description des Edentés du Santacruzien de Patagonie est à ce point de vue éminemment suggestif.

Les deux groupes des Gravigrades et des Tardigrades sont en somme si voisins qu'on ne peut entreprendre l'étude de l'un sans être immédiatement obligé d'aborder celle de l'autre, et, tout bien pesé et examiné, il semble impossible qu'en Systématique on ne les réunisse pas en un seul et même groupe auquel on pourra donner soit le nom de *Phytophages* qu'on leur a d'ailleurs déjà attribué en raison de la nature essentiellement végétale de leur régime, soit plus heureusement peut-être celui de *Bradymorphes* par exemple, qui rend compte de leurs caractères morphologiques généraux.

C'est ce groupe des Phytophages, ou si l'on veut des Bradymorphes, dont j'ai entrepris depuis plusieurs années déjà l'étude à la fois physiologique, morphologique et systématique. Mais comme la tâche que je me suis imposée est véritablement longue et, en raison de la difficulté que l'on a à se procurer des matériaux, assez peu aisée, j'ai résolu de procéder pour ainsi dire par *étapes*.

Mon intention est donc de publier sur ce sujet, et dans un ordre quelconque, une suite de mémoires isolés et dont l'ensemble réalisera, j'espère, dans quelque mesure, le programme que je me suis imposé.

Je présente aujourd'hui les deux premiers de ces mémoires. Le premier a pour titre : LES COUPURES GÉNÉRIQUES DE LA FAMILLE DES BRADYPODIDAE. Le second s'intitule : LES ATTITUDES ET LA LOCOMOTION DES PARESSEUX.

Bien que j'aie voulu, ainsi que je viens de le dire, ne m'imposer dans la publication de ces mémoires aucun ordre particulier, j'ai cru bien faire en publiant ces deux-ci tout d'abord. Le premier eût logiquement dû être un des derniers de la série, puisque la Systématique, telle que je la comprends du moins, doit être la résultante et l'aboutissant en quelque sorte des études de Morphologie et de Physiologie. Mis en tête des autres, il offre à mes yeux l'avantage de faire connaître de prime abord le terrain sur lequel je vais évoluer et de permettre peut-être au lecteur de mieux saisir les détails anatomiques dont il sera question au cours des autres mémoires. Quant au second, il était bien naturel de le produire au début de la série : pour bien comprendre la morphologie des Paresseux, ne faut-il pas d'abord bien connaître leur mode de vie, puisque c'est en somme ce mode de vie qui véritablement les a *fait*.

Le troisième mémoire qui paraîtra sous peu traitera des caractères d'adaptation des extrémités des Paresseux.

R. A.

I

LES COUPURES GÉNÉRIQUES
DE LA FAMILLE
DES
BRADYPODIDAE

TABLE DES MATIÈRES

On s'accorde en général aujourd'hui pour diviser les *Bradypodidae* actuels ou Paresseux en deux genres, le genre *Choloepus* Illig. ou Unau et le genre *Bradypus* Linn. ou Aï, habitant tous deux exclusivement l'Amérique du Sud et l'Amérique centrale. Les genres *Acheus* de F. Cuvier (1825) et *Prochilus* d'Illiger (1811) doivent être définitivement éliminés, le premier étant tombé en synonymie et le deuxième ayant été créé, on l'a reconnu depuis, pour un Ursidé.

A ces deux genres toutefois, Gray en a adjoint en 1849 un troisième, le genre *Arctopithecus* provenant de la division du genre *Bradypus* de Linné (1766) ; mais l'unanimité des auteurs pour ainsi dire se refuse actuellement à reconnaître le bien fondé de cette coupure générique (Zittel. Traité de Paléon-

tologie, 1894 : FLOWER et LYDEKKER (1) : Mammals living and extinct. London 1891. — TROUESSART. Catalogus Mammalium, 1898-1899. — BEDDARD : Mammalia. London 1902, etc., etc.), et s'accordent à faire rentrer les *Arctopithecus* de GRAY dans le genre *Bradypus*.

Dans la première partie de ce travail, nous examinerons la question de savoir comment doit être subdivisée en fait la famille des *Bradypodidae* : doit-elle comprendre simplement deux genres, comme le pensent les auteurs, ou trois, comme l'a voulu GRAY ?

Cette première question tranchée, une deuxième sera posée, celle de la correspondance des genres que nous aurons cru devoir établir avec ceux des différents auteurs et plus particulièrement de GRAY. La deuxième partie de ce travail sera consacrée à sa résolution.

La troisième partie traitera des dénominations qu'il convient de donner aux genres de *Bradypodidae* que nous admettrons finalement.

La quatrième enfin traitera très brièvement des rapports des différents genres de *Bradypodidae* entre eux et avec les formes fossiles du Santacruzien.

I

Du nombre des genres que doit en réalité contenir la famille des Bradypodidae (Etude critique des coupures génériques de Gray).

Les caractères des trois genres de *Bradypodidae* tels que les conçoit GRAY sont donnés par lui (Proceed. Zool. Soc. 1849, page 65) de la façon résumée suivante :

1. *Choloepus* : Extrémités antérieures munies de deux griffes ; extrémités postérieures munies de trois griffes. — Molaires antérieures de grande taille, ayant la forme de canines. — Ptérygoïdes renflés, subvésiculaires.

2. *Bradypus* : Extrémités antérieures et postérieures munies de trois griffes. — Pytérygoïdes renflés, creux, vésiculaires.

(1) FLOWER et LYDDEKKER disent même à la page 182 : « More recently Dr Gray described as many as eleven species ranged in two genera *Bradypus* and *Arctopithecus* ; but the distinctions which he assigned both to species and genera do not bear close examination. »

Il fait dans ce genre rentrer seulement deux espèces qui ne sont vraisemblablement et jusqu'à plus ample informé que des variétés du *Bradypus torquatus* Illig.

3. *Arctopithecus* · Extrémités antérieures et postérieures munies de trois griffes. — Dents antérieures petites. — Ptérygoïdes comprimés en forme de crêtes et compacts.

Ce genre comprend la totalité, à part les deux espèces précitées, des Paresseux à trois doigts.

Réglons d'abord rapidement la question du *Choloepus*. Pour ce qui est de ce genre, il n'y a pas de controverse possible; sa validité ne fait de doute pour personne, d'autant plus que pour achever de le caractériser on peut aux caractères ci-dessus énoncés ajouter les très importantes particularités anatomiques suivantes qui achèvent de le séparer nettement des Paresseux à trois doigts.

Tête plus allongée que chez le *Bradypus* Linn. — Extrémité antérieure de la mâchoire inférieure développée en avant en forme de pointe. — Présence d'un diastème en arrière des molaires antérieures qui sont en forme de canines. — Intermaxillaires très développés. — Os malaire court, triangulaire, dilaté à son extrémité, rappelant par sa forme un peu celui du *Mylodon robustus* Owen. — Sinus crâniens très développés notamment dans la région de la voûte. — Foramen sus-épitrochléen à l'humérus. — Premières phalanges non soudées aux métacarpiens ou aux métatarsiens chez l'adulte, contrairement à ce qui se passe chez le *Bradypus* Linn. — Fourrure longue, épaisse et généralement brune, dépourvue de tache dorsale à poils courts et couleur de feu (1).

La question délicate est uniquement celle de l'opportunité de la subdivision du genre *Bradypus* de LINNÉ (**1766**) en deux genres. Exception faite de GRAY (**1849**), ainsi qu'il a été dit, l'ensemble des auteurs l'ont résolue par la négative. Je dois avouer qu'au moment où je débutais dans l'étude des *Bradypodidae*, je n'étais pas éloigné de me ranger avec l'unanimité, non pas qu'il m'ait jamais paru qu'il fût déshonorant à un titre quelconque de faire partie d'une minorité, mais bien parce qu'en tout état de causes, il me semblait que la subdivision du genre *Bradypus* était inopportune et que les raisons que GRAY (**1849**) avait invoquées n'étaient pas suffisantes.

(1) Me reprochera-t-on d'avoir mêlé ici des caractères purement anatomiques à des caractères zoologiques, c'est-à-dire portant uniquement sur l'extérieur et sur le crâne? J'espère que non, d'autant qu'il ne me paraît pas que cette distinction des caractères en *anatomiques* et *zoologiques* soit autre chose qu'artificielle; et, si l'on veut que les classifications ne soient pas simplement des *moyens de se retrouver*, ne doit-on pas tenir compte de tous les caractères sans exception?

Voyons en effet quels sont dans leur ensemble, outre les caractères ci-dessus énoncés, ceux sur lesquels a pu s'appuyer cet auteur pour établir le genre *Arctopithecus* et le différencier du genre *Bradypus*. Pour s'en rendre compte, le mieux est de reproduire la diagnose plus complète de ces deux genres qu'il donne dans le second travail qu'il fit paraître en 1871 sur ce sujet. Nous la transcrivons ici intégralement et en anglais.

Bradypus : « Pterygoïds swollen, hollow, vesicular. Males and females similar. Lower jaw with a short truncated anterior lobe varying in width at the anterior end. Intermarillary bones rhombic, as broad as long. The angle of the lower jaw is broad, triangular, with a rounded lower edge and produced for behind the condyle. The lower ramus of the malar bone is simple, elongate, triangular, and the upper ramus much produced and dilated at the end. »

Arctopithecus : « Pterygoïds compressed, crest-like. Males with a patch of soft hair between the shoulders not founden in the females. Intermaxillary bones rhombic vith an attenuated process behind. The front of the lower jaw broad and truncated, sometimes with a slight keel in the centre near the upper margin. The front grinders are short and blunt. The upper process of the malar bone attenuated. »

Ces différents caractères sont à vrai dire de valeur très différente : ceux tirés de la forme de l'extrémité postérieure de la mandibule, et auxquels Gray semble avoir attaché beaucoup d'importance ne me paraissent pas en avoir une très grande. Les recherches expérimentales que j'ai faites sur le rôle des muscles masticateurs dans l'établissement de la morphologie du crâne et de la face m'incitaient déjà à la défiance sur ce point (1) ; mais j'ai constaté en outre sur des Paresseux à trois doigts des variations individuelles considérables concernant l'extrémité postérieure de la mandibule.

Quoique déjà plus importante la forme de l'os malaire est aussi sujette à caution. Là, encore, des variations individuelles peuvent entrer en jeu. Et d'ailleurs la forme de cet os n'est-elle pas elle aussi en rapport intime avec le plus ou moins grand développement des muscles masticateurs.

(1) Voyez : R. Anthony. *Études de Morphogénie expérimentale* ; ablation d'un crotaphyte chez le Chien (*C. R. Soc. Biol.*, 1902). — Introduction à l'*Étude expérimentale de la Morphogénie*. Modifications crâniennes consécutives à l'ablation du crotaphyte chez le Chien et considérations sur le rôle morphogénique de ce muscle. (*Bull. Soc. Anthrop.*, 1903 ; *J. de Physiol et de Pathol. générales* ; *Congrès Assoc. française*, Grenoble, 1904.) Contribution à l'étude de la morphogénie du crâne chez les Primates (*Bull. Soc. Anthrop.*, 1904). — De l'action morphogénique des muscles crotaphytes sur le crâne et le cerveau des Carnassiers et des Primates *C. R., Acad. Sc.*, 1904. *Bull. Inst. Psychol.*, 1904). — Les conditions mécaniques du développement de l'encéphale chez les Carnassiers et les Primates. (*Revue des Idées*, 15 sept. 1906.)

Les caractères différentiels qui me semblent devoir plus spécialement être retenus parmi ceux signalés par Gray (1871) sont les suivants :

Bradypus	*Arctopithecus*
Forme différente des intermaxillaires dans l'un et l'autre genre.	
Ptérygoïdes arrondis, creux et vésiculaires.	Ptérygoïdes comprimés, en forme de crète.
Les mâles et les femelles seraient semblables.	La tache de poils courts et soyeux et souvent de couleur de feu située entre les deux épaules serait d'après certains auteurs l'apanage du mâle.

Ajoutons à cela que la fourrure du *Bradypus* est le plus souvent, contrairement à celle de l'*Arctopithecus*, de couleur brune à peu près uniforme à l'exception du collier noir qui a fait donner à sa principale, et vraisemblablement sa seule espèce, le nom de *Bradypus torquatus* Illig. Elle est en outre plus longue que celle de l'*Arctopithecus*. Les oreilles externes paraissent également plus longues chez le *Bradypus* de Gray que chez son *Arctopithecus*. (Signalons en passant que le savant mammalogiste du British Museum ne nous paraît pas avoir remarqué cet important caractère.)

Il est évident que parmi ces caractères, la forme des ptérygoïdes, celle des oreilles externes et le dimorphisme sexuel (la forme des oreilles externes et le dimorphisme sexuel demanderaient à être étudiés avec plus de détails sur des animaux frais) sont d'une réelle valeur taxinomique. La plupart des auteurs cependant ne les ont pas trouvés suffisants pour justifier une division du genre et tout au plus ont-ils voulu les considérer comme valant simplement pour délimiter les espèces, s'en tenant ainsi strictement à l'opinion de Cuvier (1817) qui dit dans son « Règne animal » (Volume des Mammi-

fères, page 264) : « L'Aï à collier (*Bradypus torquatus* Illig.) est une espèce fort distincte, même par la structure osseuse de sa tête. » Cette mention spéciale pour le *Bradypus torquatus* Illig. me laisse à penser, maintenant que j'ai en main la plupart des éléments de la question, que CUVIER avait entrevu la vérité mais n'avait pas, faute de documents suffisants, osé l'énoncer d'une façon plus précise.

Malgré l'importance qui ne m'avait pas échappé des deux caractères précités (ptérygoïdes et dimorphisme sexuel) et de celui que j'avais ajouté aux précédents (oreilles externes), j'étais encore, ainsi que je l'ai déjà dit, très perplexe sur la valeur de la coupure générique de GRAY (1849). Une heureuse trouvaille que je fis au cours de l'hiver de 1902 vint lever mes derniers doutes.

Je disséquais à cette époque un jeune Paresseux à trois doigts qui faisait partie de la petite réserve de matériaux destinés à l'anatomie que possède la Station physiologique du Collège de France. Cet animal, conservé depuis très longtemps dans l'alcool, et, dont je n'ai pu arriver à découvrir la provenance exacte, ne devait pas avoir vécu plus de quelques jours. En extension maxima il mesurait du trou auditif à la terminaison de la queue 175 millimètres ; il était de sexe mâle, et son corps était couvert de poils très longs, d'une couleur uniforme jaune assez clair ; sa fourrure présentait deux tourbillons situés sur la ligne dorsale médiane, l'un au niveau de la base de la région cervicale, l'autre au niveau du sacrum. Les poils étaient surtout longs dans la région dorsale ; sur le ventre ils étaient beaucoup plus courts et plus rares. Ses oreilles étaient relativement assez longues et légèrement pointues. Par ces caractères il paraissait donc devoir être rapporté au genre *Bradypus* tel que l'entendait GRAY. Ses ptérygoïdes d'ailleurs étaient arrondis, gonflés et vésiculaires.

Mais outre ces caractères, il en présentait deux autres extrêmement particuliers :

1° *Une perforation sus-épitrochléenne ;*

2° *Une réduction marquée du doigt* IV (1) *aux extrémités antérieures.*

C'est la première fois, je crois, que de semblables caractères aient été signalés chez les Paresseux à trois doigts.

Pour ce qui est de la perforation sus-épitrochléenne, son absence est d'ailleurs considérée comme normale et caractéristique pour ainsi dire du Paresseux tridactyle. Tous les anatomistes qui se sont occupés de la question sont formels sur ce point [RAPP : Anat. Untersuchungen über die Edentaten. Tubingen 1843. — OWEN : On the Anatomy of Vertebrates. London 1866. — P. GERVAIS : Remarques ostéol. au sujet du pied des Edentés. Journ. de Zool., T. VI, 1877. — BRONN's Thierreich 1874-1900 (le volume des Mammifères)] pour n'en citer que quelques-uns.

Comme chez tous les Mammifères où elle existe, cette perforation livrait passage chez mon sujet à un nerf et à une artère.

Pour ce qui est de la réduction du doigt IV les chiffres suivants rendent compte des différences de dimensions existant entre la deuxième phalange du doigt IV et celles du doigt II et du doigt III : 1° chez un jeune Paresseux à trois doigts à peu près de même taille et d'une espèce que GRAY aurait attribuée à son genre *Arctopithecus* (Collections d'Anatomie comparée du Muséum d'Histoire naturelle); 2° chez mon sujet.

LARGEUR AU MILIEU DE LA 2e PHALANGE (minimum)

	Doigt II	*Doigt III*	*Doigt IV*
1°	2 m. 8	3 m. 1	2 m. 8
2°	2 m.	3 m.	1 m.

Les figures 2 et 3 de la Planche faites d'après des photographies, permettent d'apprécier ces particularités.

Recherchant dans les Collections d'Anatomie comparée du Muséum un terme de comparaison avec mon animal, j'y trouvais

(1) Les doigts du Paresseux tridactyle doivent être numérotés II, III, IV. Le doigt IV, qui correspond au bord cubital de la main, est celui qui est absent chez le Paresseux didactyle. Chez les *Bradypodidae*, d'une façon générale, le doigt I et le doigt V ont disparu, en grande partie du moins.

un squelette monté de jeune *Bradypus* étiqueté *Bradypus tridactylus* Linn. et catalogué sous le numéro A. 3117 (Voy. fig. 1 de la Planche) lequel est en tout semblable à l'individu de la Station physiologique ci-dessus décrit. Comme lui, il présente des ptérygoïdes vésiculaires, une perforation sus-épitrochléenne et le quatrième doigt de la main réduit.

Disons immédiatement que les différents caractères, ptérygoïdes renflés et vésiculaires, perforation sus-épitrochléenne, réduction du doigt IV, ne peuvent être considérés comme des caractères de jeune âge puisque d'autres squelettes de Paresseux à trois doigts appartenant au Muséum, de même âge et *même plus jeunes*, possèdent des ptérygoïdes parfaitement aplatis et compacts, un humérus sans perforation et les doigts de la main égaux.

En résumé, donc, et étant donnée l'existence des deux spécimens dont il vient d'être question, il semble que l'on puisse admettre deux sortes de Paresseux à trois doigts. La première sera brièvement caractérisée de la façon suivante :

Ptérygoïdes renflés, vésiculaires. — Perforation sus-épitrochléenne. — Doigt IV des extrémités antérieures très réduit dans le sens transversal.

La deuxième :

Ptérygoïdes compacts et en forme de crêtes. — Pas de perforation sus-épitrochléenne. — Les trois doigts de la main sensiblement égaux.

Ces seules différences (abstraction faite des autres) nous semblent largement suffisantes pour légitimer la subdivision du genre *Bradypus* en deux genres.

La famille des *Bradypodidae* doit donc comprendre en réalité trois genres.

II

Correspondance des genres établis avec ceux des auteurs et plus particulièrement de Gray.

Cette première question résolue, il convient d'examiner comment et dans quelle mesure ces deux genres de Paresseux à trois doigts répondent aux genres *Bradypus* et *Arctopithecus* de Gray (1849).

Si nous comparons les caractères du Paresseux de la Station physiologique et de celui désigné aux galeries d'Anatomie comparée du Muséum sous le numéro A. 3117 à ceux donnés par Gray (1871) à son genre *Bradypus*, nous nous apercevons que nos animaux s'en rapprochent par les ptérygoïdes renflés et vésiculaires, la fourrure longue, de ton à peu près uniforme et d'une nuance assez foncée à tout prendre, surtout si l'on considère le jeune âge de l'animal, et aussi, par la forme des oreilles externes, très semblables à celles que possède le *Bradypus torquatus* Illig, ainsi que nous l'avons vu.

En ne tenant compte que des caractères fournis par le crâne et la peau, il y a donc incontestablement lieu d'identifier le Paresseux tridactyle de la Station physiologique et le numéro A. 3117 des galeries d'Anatomie comparée du Muséum au genre *Bradypus* de Gray (1849). Mais l'on s'étonnera alors que Gray (1871) n'ait pas parlé, dans sa diagnose, de ces caractères si importants, qui n'auraient certainement pu lui échapper, la perforation sus-épitrochléenne et la réduction du doigt IV.

Gray, suivant en cela une tendance malheureuse, aurait-il considéré le caractère de l'humérus comme un *caractère anatomique* dont un pur systématicien ne doit pas tenir compte ? Mais alors comment concevoir qu'il ne parle pas de la réduction du doigt IV, qui intéressant la griffe elle-même, ainsi que nous le verrons plus loin, est bien un *caractère zoologique* au sens le plus étroit que l'on peut attribuer à ce mot.

La chose s'explique plus aisément, je crois, en admettant que Gray n'a eu à sa disposition du *Bradypus torquatus* Illig. (la seule espèce, en somme, de son genre *Bradypus*) que des peaux et des crânes. Il ne pouvait donc constater la perforation sus-épitrochléenne, dont il n'aurait pas manqué de parler, et l'on conçoit que la réduction du doigt IV ait pu échapper à son esprit non prévenu.

De mon côté, d'ailleurs, je ne connais aucun squelette de *Bradypus torquatus* Illig. Le Muséum d'Histoire naturelle de Paris n'en possède pas, et il paraît en être de même du British

Museum de Londres (1). Il n'y en existe pas non plus, à mon su, de représentation par les auteurs. L'identification certaine de nos animaux de la Station physiologique et des galeries d'Anatomie comparée du Muséum (n° A. 3117) avec le *Bradypus* de Gray est donc bien difficile à établir.

Toutefois, sur les peaux préparées de *Bradypus torquatus* Illig. on constate aisément, pourvu que l'attention ait été attirée sur ce point, une réduction certaine du doigt IV de la main; elle se manifeste d'une façon très évidente par la moindre dimension de la griffe correspondant à ce doigt. (Voy. fig. 7 de la Planche I.)

Dans ces conditions il semble, en somme, que l'on puisse attribuer, en raison des caractères des oreilles externes, des ptérygoïdes, de la griffe IV et de la fourrure (l'absence chez notre animal du collier noir caractéristique de l'espèce *Bradypus torquatus* Illig. peut être mise sur le compte soit du jeune âge, soit de ce fait que notre spécimen, au lieu d'appartenir à l'espèce en question, appartenait à une espèce voisine) sans trop craindre d'être démenti par l'avenir, notre type de la Station physiologique et le numéro A. 3117 des collections d'Anatomie comparée du Muséum au genre *Bradypus* de Gray, et, cela avec d'autant plus de probabilité que Peters (1865) qui, lui, paraît avoir vu un squelette de *Bradypus torquatus* Illig., signale, dans son mémoire sur le *Choloepus* d'Hoffmann, sans la préciser, la forme particulière du bras de cet animal.

Les autres Paresseux à trois doigts rentrent dans le genre *Arctopithecus* de Gray. Il est bien évident toutefois que la question de l'identification de notre animal avec le *Bradypus torquatus* Illig. ne pourra être tranchée d'une façon définitive que lorsque l'on connaîtra avec certitude l'humérus et la main complète de ce dernier animal.

(1) Ayant demandé au British Museum la communication d'un croquis d'humérus de *Bradypus torquatus* Illig. j'ai reçu de M. Ray Lankester la réponse suivante : « The Director presents his compliments and regrets that a skeleton of *Bradypus torquatus* is not available ».

III

Dénominations qu'il convient d'attribuer aux genres de Bradypodidae.

La troisième question à résoudre est celle des noms qu'il convient de donner aux genres qui devront, dès lors, constituer la famille de *Bradypodidae*.

Le nom de *Choloepus* Illig. attribué au Paresseux à deux doigts n'est naturellement pas en cause.

La seule question à trancher est de savoir si l'on doit admettre ou non pour les deux autres genres les noms proposés par Gray (1849), c'est-à-dire appeler le premier *Bradypus* et le deuxième *Arctopithecus*. Il semble qu'il y ait de nombreuses raisons pour ne pas le faire.

En effet, Gray n'aurait pas dû donner le nom de *Bradypus* à son premier genre à ptérygoïdes vésiculaires et celui d'*Arctopithecus* à son second à ptérygoïdes plats et compacts, car l'animal que Linné (1766) a eu en vue lorsqu'il a établi sa diagnose du *Bradypus tridactylus*, semble avoir été bien nettement un de ceux que Gray (1849) a désignés sous le nom d'*Arctopithecus*. Voici, d'ailleurs, la diagnose complète de Linné (1766), extraite du *Systema Naturae*, 12e édit., pages 50-51.

Bradypus tridactylus. — Pedibus tridactylis. Caudae brevi. Corpus pilosissimum, *griseum*. *Facies nuda*. *Gula flava*. *Auriculae nullae*. Cauda subovata. Dentes priores nulli, nisi laniarii sed occursentes, antice remotissimi, longiores, truncati. Molares laniarii, [approximati, breviores. Pedes anteriores longiores posterioribus divaricatissimi ; digiti combinati in fingibus pedis. *Ungues compressi valdissime lotidem*. Mammae pectorales.

Les caractères mis en italiques sont ceux qui permettent à nos yeux d'établir incontestablement que le *Bradypus tridactylus* de Linné (1766) était ce que Gray (1849) a appelé plus tard un *Arctopithecus*.

Les animaux de ce genre sont, en effet, caractérisés par une fourrure de teinte souvent gris clair et non brun sombre, comme chez le *Bradypus torquatus* Illig. Certains d'entre eux (*Bradypus cuculliger* Wagler) ont la face recouverte de poils courts, ce qui a pu leur faire donner par Linné (1766) ce qualificatif de *facies nuda*. *Auriculae nullae* est aussi bien en rapport avec

l'*Arctopithecus*, dont les oreilles sont extrêmement courtes, et ne peut se rapporter au *Bradypus torquatus* Illig, qui, ainsi qu'il a été dit, paraît les avoir sensiblement plus longues. Enfin, le fait d'avoir les ongles égaux est aussi un caractère d'*Arctopithecus* puisque, ainsi qu'il a été dit et montré, le *Bradypus torquatus* Illig. a l'ongle IV de la main plus réduit. Dans ces conditions et pour se conformer aux règles de la nomenclature zoologique, il convient d'attribuer à l'*Arctopithecus* de Gray le nom de *Bradypus* L., rendant ainsi à ce genre sa véritable dénomination linéenne.

Il y a donc lieu, par conséquent, de donner au genre caractérisé par des ptérygoïdes vésiculeux, des oreilles plus longues, une perforation sus-épitrochléenne et un doigt IV réduit, un autre nom. Quel nom choisirons-nous ? Prendrons-nous celui d'*Arctopithecus*, nous bornant ainsi à une simple interversion ? Ce choix ne me paraîtrait pas heureux. En effet, ce nom a été emprunté par Gray (1849) à Gesner, qui l'employa pour la première fois en 1560 en décrivant, d'une façon bien vague d'ailleurs, un Paresseux à trois doigts qu'il prenait, au surplus, pour un Singe. Ce terme d'*Arctopithecus* indique en effet nettement la pensée de l'auteur. De plus, en appelant le *Bradypus* de Gray *Arctopithecus*, et son *Arctopithecus*, *Bradypus*, on risquerait d'amener une confusion. Enfin, on peut admettre que les genres de Gray (1871) sont insuffisamment caractérisés, puisqu'il n'a pas tenu compte, dans sa diagnose, ni des caractères de l'humérus, ni de ceux de la main, ni de ceux des oreilles externes qui sont cependant si importants. Il semble donc, pour toutes ces raisons, qu'il y ait lieu de rejeter le terme *Arctopithecus*.

Il nous a semblé en outre qu'il n'y avait pas lieu de tenir compte davantage du terme *Scaeopus*, créé par Peters (1865), pour le *Bradypus torquatus* Illig. Ce genre *Scaeopus* est insuffisamment caractérisé. Voici ce qu'en dit l'auteur dans une note en bas de page dans laquelle il semble pourtant avoir entrevu la vérité : « In den meisten Fällen bei *Bradypus torquatus* für welchen,

wenn er als besondere gattung wegen des verschiedenen Baus des Schadels, des Zungenbeins und des Oberarmsbeins von den anderen *Bradypus* Arten abgetrennt werden sollte, ich der Namen *Scaeopus* vorschlagen wurde, da der Name. *Bradypus* nach Linné und Illiger den letzteren bleiben mufs. »

J'ai préféré introduire un nom nouveau dans la nomenclature générique des *Bradypodidae*, et j'ai cru devoir faire de mon Paresseux de la Station physiologique le type d'un nouveau genre que j'ai appelé *Hemibradypus*.

En le nommant ainsi, j'ai voulu simplement indiquer que je le considérais comme participant, au point de vue morphologique, à la fois des caractères du *Choloepus* Illig. et de ceux du *Bradypus* Linn., et non que je le regardais comme une forme *intermédiaire* au sens phylogénique du mot entre le *Choloepus* Illig. et le *Bradypus* Linn.

L'*Hemibradypus* nov. gen. se rapproche du *Choloepus* Illig. par son humérus, par sa fourrure et ses oreilles externes. En poussant plus loin l'analyse on s'apercevrait que, par la constitution de son carpe (1) (voy. fig. 2), par l'extrémité antérieure de sa mandibule et par ses zygomes, l'*Hemibradypus* nov. gen. rappelle encore le *Choloepus* Illig.

Il se rapproche du *Bradypus* Linn, surtout par sa dentition, et ce fait qu'il possède trois doigts complets aux extrémités antérieures.

Quoi qu'il en soit, l'ensemble des caractères morphologiques rapproche davantage l'*Hemibradypus* nov. gen. du *Choloepus* Illig. que du *Bradypus* Linn.

Le type du genre *Hemibradypus* sera l'*Hemybradypus Mareyi* nov. sp. Je dédie cet animal à la mémoire de mon maître Marey, dans le laboratoire duquel j'ai eu la chance de rencontrer le premier spécimen du genre.

(1) L'étude détaillée du carpe des *Bradypodidae* sera faite au cours de mon prochain mémoire sur les Edentés. D'ores et déjà cependant, nous pouvons dire qu'abstraction faite du trapèze, la deuxième rangée carpienne de l'*Hémibradypus* nov. gen. comprend trois os comme celle du *Cholæpus* Illig. et non deux seulement comme celle du *Bradypus* Linn. Nous nous sommes assurés que cette différence ne pouvait pas tenir à l'état jeune.

Cette espèce est vraisemblablement provisoire, car, en me basant sur la note de PETERS (1865), il me semble presque certain que, lorsque l'on connaîtra mieux la morphologie du *Bradypus torquatus*, Illig. on pourra l'identifier avec l'*Hemibradypus Mareyi* Anth., qui deviendra alors l'*Hemibradypus torquatus* Illig.

IV

Rapports des différents genres de Bradypodidae entre eux et avec les formes fossiles du Santacruzien.

Parmi les différentes formes d'Edentés trouvées dans les couches santacruziennes de l'Amérique du Sud, les *Hapalopsidae* (1) sont de beaucoup les mieux connus, et, jusqu'à plus ample informé, on peut les considérer comme donnant une idée très rapprochée de ce qu'ont dû être, au début des temps tertiaires, les formes ancestrales à la fois des Gravigrades disparus et des *Bradypodidae* actuels (2). De ces formes, deux rameaux divergents seraient partis : l'un, très important, aurait donné l'ensemble des Gravigrades, animaux gigantesques aux formes lourdes et massives ; l'autre, plus réduit, évoluant dans le sens de l'adaptation à la vie arboricole, aurait donné, en passant

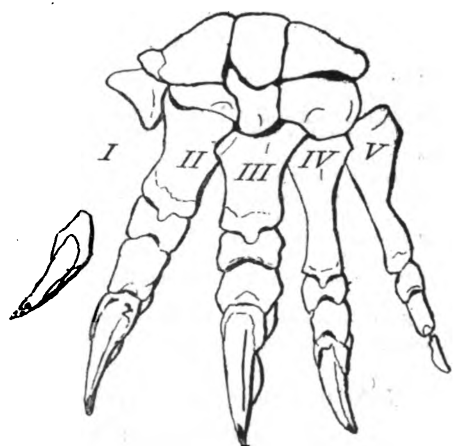


FIG. 1. Extrémité antérieure gauche d'*Hapalops longiceps* Scott (d'après SCOTT). I, premier rayon digité ; II, deuxième rayon ; III, troisième rayon ; IV, quatrième rayon ; V, cinquième rayon. Non inclus le trapèze, la deuxième rangée carpienne comprend trois os (trapézoïde, grand os, os crochu).

(1) SCOTT (1903) fait rentrer le genre *Hapalops* dans la famille des *Megalonychidae* ; mais il me semble qu'en raison de sa distribution géologique aussi bien qu'en raison de ses caractères anatomiques, on peut sans inconvénient en faire le type d'une famille distincte à laquelle on devra vraisemblablement rattacher plus tard un certain nombre de formes décrites par FL. AMEGHINO.

(2) Le *Protobradys* décrit par FL. AMEGHINO en 1902 dans les couches à *Notostylops* et qu'il considère comme la souche possible des *Bradypoda* et *Gravigrada* est trop mal connu pour qu'il puisse en être question ici.

peut-être par des formes analogues au *Nothropus priscus* Burm. (1) des couches pampéennes, les Paresseux actuels.

Les *Hapalopsidae* que, grâce à SCOTT (1903), nous connaissons aujourd'hui d'une façon bien suffisante, étaient des Edentés probablement demi-fouisseurs et d'une taille un peu supérieure à celle de nos Paresseux actuels.

Le tableau suivant, qui résume quelques-uns des principaux caractères ostéologiques (2) des genres *Hapalops*, *Hemibradypus*, *Choloepus* et *Bradypus*, permet mieux qu'une longue dissertation de se rendre compte que de tous les *Bradypodidae* actuels, l'*Hemibradypus* est incontestablement celui qui se rapproche le plus des formes santacruziennes probablement ancestrales.

HAPALOPS	HEMIBRADYPUS	CHOLOEPUS	BRADYPUS
1° Perforation sus-épitrochléenne........	.... + ...	.... + ...	Pas de perforation.
2° Diastème variable en arrière de la 1re dent.	Pas de diastème....	Diastème...........	Pas de diastème.
3° 5 doigts complets au membre antérieur..	3 doigts............	2 doigts............	3 doigts.
4° Réduction transversale du doigt IV ...	.... + ...	Doigt IV disparu...	Doigt IV égal aux autres doigts.
5° 3 os à la 2e rangée du carpe...........	.... + ...	.... + ...	2 os.
6° Pterygoïdes étroits. .	Pterygoïdes bulleux.	Pterygoïdes bulleux.	.... + ...

NOTA. — Les croix qui se trouvent dans les 2e, 3e et 4e colonnes, indiquent chez l'*Hemibradypus*, le *Choloepus* et le *Bradypus* la présence des caractères existant chez l'*Hapalops*.

Nous insisterons plus spécialement sur le fait de la réduction transversale du doigt IV; déjà perceptible chez l'*Hapalops*, elle est très nettement marquée chez l'*Hemibradypus* et n'existe pas chez le *Bradypus*.

Insistons également sur la présence chez l'*Hemibradypus* et le *Choloepus* de la perforation sus-épitrochléenne, qui existerait constamment chez tous les *Hapalopsidae* du Santacruzien; c'est un caractère nettement primitif, et, de tous les Paresseux actuels,

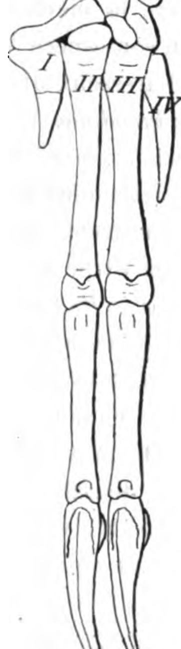
(1) Le *Nothropus priscus* Burm. n'est connu que par sa mâchoire inférieure; il est donc bien difficile de savoir si l'on doit ou non le considérer comme un précurseur des *Bradypodidae*.

(2) Les caractères ostéologiques de genre *Hapalops* sont donnés d'après les descriptions de SCOTT (1903).

le *Bradypus* est le seul à ne plus le posséder. Sa disparition semble bien certainement secondaire.

La présence de trois os à la deuxième rangée carpienne rapproche encore l'*Hemibradypus* et le *Choloepus* des *Hapalopsidae*.





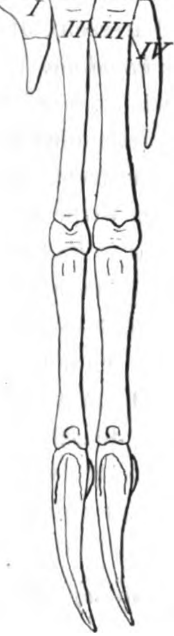




Fig. 2. Extrémité antérieure gauche d'*Hémibradypus Mareggi* Anth. Même légende que la figure 1. Non inclus le trapèze soudé avec le premier rayon, la deuxième rangée carpienne comprend trois os.

Fig. 3. Extrémité antérieure gauche de *Choloepus didactylus* Linn. Même légende que la figure 1. Non inclus le trapèze soudé avec le premier rayon, la deuxième rangée carpienne comprend trois os.

Fig. 4. Extrémité antérieure gauche de *Bradypus cuculliger* Wagler. Même légende que la figure 1. Non inclus le trapèze soudé avec le premier rayon, la deuxième rangée carpienne comprend trois os.

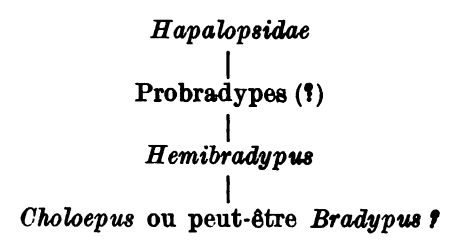
Chez le *Bradypus*, le nombre de ces os est réduit à deux.

Enfin ajoutons que, par la forme générale de l'ensemble du corps et du crâne, l'*Hemibradypus* et le *Choloepus* se rapprochent infiniment plus que le *Bradypus* des *Hapalopsidae*.

On peut donc conclure de ceci que l'*Hemibradypus* et le *Choloepus* se rapprochent plus que le *Bradypus* des formes ancestrales santacruziennes.

A ces dernières ont dû faire suite, à la fin des temps tertiaires, des formes commençant à s'adapter à la vie arboricole par la disparition progressive des doigts I et V et l'allongement des rayons persistant. Peut-être la mâchoire à l'aide de laquelle Burmeister (1882) a établi son espèce *Nothropus priscus* Burm., provient-elle d'un de ces Paresseux disparus. Désignons sous le nom imprécis de *Probradypodidae* ces formes hypothétiques postérieures au Santacruzien. Sans rien vouloir préjuger de leur morphologie, il semble rationnel d'admettre qu'elles aient, en s'adaptant à la vie arboricole, conservé leurs caractères ancestraux de l'humérus, du carpe et du doigt IV.

En supposant plus accentuée l'adaptation à l'existence arboricole, nous passons tout naturellement à l'*Hemibradypus* qui, soit par la disparition du doigt IV, nous conduit au *Choloepus*, soit par l'augmentation du diamètre transversal de ce même doigt IV, la disparition de la perforation sus-épitrochléenne et la réduction des os de la deuxième rangée du carpe, nous conduit au *Bradypus*. Nous pouvons donc écrire la série de formes suivantes, s'enchaînant morphologiquement les unes les autres :



Une étude anatomique détaillée pourra seule trancher la question des affinités réciproques des Bradypodidae actuels parmi lesquels l'*Hemibradypus* reste, en somme, au point de vue anatomique, le plus près de la souche santacruzienne.

V

Résumé et Conclusions.

La famille des *Bradypodidae* peut donc se diviser de la façon suivante :

Hemibradypus nov. gen. Extrémités antérieures et postérieures munies de trois doigts; les doigts externes (doigt IV) des membres antérieurs réduits dans le sens transversal. Molaires toutes semblables, en série ininterrompue, les antérieurs petites. Ptérygoïdes renflés, vésiculaires. Perforation sus-épitrochléenne à l'humérus. Trois os à la deuxième rangée carpienne. Fourrure longue de teinte à peu près uniforme sans tache de feu à poils courts entre les deux épaules. Oreilles longues. Type : *Hemibradypus Mareyi* nov. sp. dont les caractères ont été donnés au cours de ce travail. [Ce genre est vraisemblablement l'équivalent du genre *Bradypus* de GRAY (1849) et du genre *Scaeopus* de PETERS (1865)].

Choloepus Illig. Extrémités antérieures munies de deux doigts ; extrémités postérieures munies de trois doigts. Molaires antérieures de grande taille ayant la forme de canines séparées des autres molaires par un diastème. Ptérygoïdes renflés, subvésiculaires. Perforation sus-épitrochléenne à l'humérus. Trois os à la deuxième rangée carpienne. Fourrure longue de couleur foncée, sans tache de feu à poils courts entre les deux épaules, semblable dans les deux sexes, d'après GRAY. Oreilles externes assez longues. Type : *Choloepus didactylus* Linn.

Bradypus Linné. Extrémités antérieures et postérieures munies de trois doigts égaux. Molaires toutes semblables en série ininterrompue, les antérieures petites. Ptérygoïdes plats, compacts, en forme de crêtes. Pas de perforation sus-épitrochléenne à l'humérus. Fourrure plus courte, d'un ton plus clair, présentant, chez les mâles du moins,

d'après GRAY, une tache de feu, à poils courts entre les deux épaules. Oreilles très courtes. Type : *Bradypus cuculliger* Wagler. [Ce genre est l'équivalent du genre *Arctopithecus* de GRAY (1849). Il comprend, à part le *Bradypus torquatus* Illig., qui semble devoir rentrer dans le genre *Hemibradypus*), la totalité des Paresseux à trois doigts].

La synonymie des différents genres de *Bradypodidae* actuels peut être résumée de la façon suivante :

HEMIBRADYPUS Anth. = *Bradypus* Gray ; *Scaeopus* Peters. (Jusqu'à plus ample informé cette assimilation restera simplement probable).

CHOLOEPUS Linn.

BRADYPUS Linn. = *Arctopithecus* GRAY.

De tous les Paresseux actuels, l'*Hemibradypus* est, au point de vue anatomique, le plus près des formes ancestrales santa-cruziennes (*Hapalopsidae*).

(*Laboratoire d'Anatomie comparée du Muséum d'Histoire naturelle.*)

INDEX BIBLIOGRAPHIQUE

1879-1882. ALSTON (EDW. R.). Mammalia (*Biologia Centrali Americana.*)

1889. FL. AMEGHINO. Mammiferos fossiles de la Republica Argentina. Buenos-Ayres.

1894. FL. AMEGHINO. Enumer. synopt. des Mammifères Éocènes de Patagonie. Buenos-Ayres.

1902. FL. AMEGHINO. Notices préliminaires sur des Mammifères nouveaux des terrains crétacés de Patagonie. (*Bol. de la Academia nacional de Ciencias* Cordoba, T. XVII.)

1906. R. ANTHONY. Les coupures génériques de la famille des Bradypodidae (le genre Hemibradypus nov. g.). (*C. R. Acad. Sc.*, 29 janvier 1906.)

1907. R. ANTHONY. Sur les affinités des Bradypodidae. (*C. R. Acad. Sc.*, séance du 28 janvier 1907.)

1902. BEDDARD. Mammalia, London.

1839-1864. DE BLAINVILLE. Ostéographie des Mammifères. Paris.

1874-1900. Bronn's. Thierreich. (Le volume des Edentés.)

1882. Burmeister. Nothropus priscus, ein bisher unbekanntes fossiles Faulthier. (*Sitzungsb. der K. Preuss. Acad. der Wiss.* Berlin.)

1817. G. Cuvier. Le Règne animal.

1825. G. Cuvier. Recherches sur les ossements fossiles. 4e édit., T. VIII.

1825. F. Cuvier. Des dents des Mammifères. Strasbourg et Paris.

1891. Flower et Lydekker. Mammals living and extinct. London.

1877. P. Gervais. Rem. ostéologiques au sujet du pied des Edentés. (*Journ. de Zoologie.*)

1560. Gesner. Icones animalium.

1849. Gray. Notes on the genus Bradypus Linn. (*Proceed. Zool. Soc.*)

1869. Gray. Catal. of Carnivorous, Pachydermatous and Edentate Mammalia in the British Museum.

1871. Gray. Notes on the species of Bradypodidae in the British Museum (*Proceed. Zool. Soc.*)

1901. C. Grevé. Die fossilen und recenten Edentaten und deren Verbreitung. (*Sitzungsb. der Naturf. Ges. bei der Univ. Jurjew.*)

1811. Illiger. Prodrom. Syst. Mamm. et Avium.

1888. Langkavel. Aphorismen über Faultiere. (*Der Zool. Garten.* Frankfurt a. M., page 18.)

1766. Linnaeus. Systema Naturae, 12e édit.

1894. Lydekker. The extinct Edentates of Argentina. (*Annales del Museo de la Plata.*) III.

1866. Owen. On the Anatomy of Vertebrates, London.

1904. Palmer. Index generum Mammalium. (*North American Fauna* Washington.)

1865. Peters. *Mon. K. Preuss. Akad. Wiss. Berlin,* pour 1864.

1852. Rapp. Anatomische Untersuchungen über die Edentaten. Tubingen.

1880. Rérolle. Etude sur les Mammifères fossiles des dépôts pampéens de la Plata. (*Mém. Acad. Sc. Belles-Lettres, Arts de Lyon.*)

1903. W. B. Scott. Mammalia of the Santa-Cruz Beds II. Glyptodontia and Gravigrada. (*Reports of the Princeton University Expeditions to Patagonia,* 1896-1899. Volume V. Palaeontologia.)

1898-99. TROUESSART. Catalogus Mammalium. Berlin, T. II.

1905. TROUESSART. Catalogus Mammalium. Quinquennale Supplementum 1899-1904. F. IV. Berlin.

1851-52. TURNER. On the arrangement of the Edentate Mammalia. (*Proceed. Zool. Soc.*)

1831. WAGLER. Isis, page 611.

1894. ZITTEL. Traité de Paléontologie. Partie I, T. IV. (Mammalia). Paris, Munich et Leipzig.

LÉGENDE DE LA PLANCHE I

FIG. 1. Squelette monté de jeune *Hémibradypus Mareyi* Anth. (Collections d'Anatomie comparée du Muséum d'Histoire naturelle. A, n° 3117.)

Sur ce squelette, monté d'ailleurs dans une position défectueuse, on voit surtout la réduction très marquée du doigt IV de la main.

FIG. 2 et 3. Humérus, avant-bras et main du coté droit d'*Hémibradypus Mareyi* Anth. jeune.

Vue antérieure destinée à montrer le foramen sus-épitrochléen dans lequel a été introduite une épingle, la présence de trois rayons digités à la main et la réduction très marquée du doigt IV. (Spécimen de la Station physiologique du Collège de France.)

FIG. 4. Humérus gauche de *Choloepus didactylus* Linn. adulte.

Vue antérieure destinée à montrer le foramen sus-épitrochléen. (Collections d'Anatomie comparée du Museum d'Histoire naturelle.)

FIG. 5. Humérus gauche de *Bradypus cuculliger* Wagler adulte.

Vue antérieure destinée à montrer l'absence de foramen sus-épitrochléen. (Rapporté par le D[r] Rivet, médecin de la Mission géodésique française de l'Equateur.)

FIG. 6. Main de *Bradypus* sp. ? adulte monté en peau.

Cette figure est destinée à montrer l'égalité à peu près parfaite des trois ongles. (Collections de Mammalogie du Muséum d'Histoire naturelle.)

FIG. 7. Main de *Bradypus* (*Hémibradypus* ?) *torquatus* Illig. adulte monté en peau.

Cette figure est destinée à montrer la réduction sensible de l'ongle du doigt IV. (Collections de Mammalogie du Muséum d'Histoire naturelle.)

II

LES ATTITUDES ET LA LOCOMOTION

DES

PARESSEUX

TABLE DES MATIÈRES

Dans un certain nombre de mes publications et notamment l'une d'elles qui, ayant été écrite en langue allemande (1903), n'est peut-être pas très connue en France, j'ai montré l'intérêt que l'on avait en Sciences naturelles à appliquer aussi strictement que possible les méthodes de recherches usitées dans les Sciences physiques par exemple. J'ai insisté particulièrement sur ce point que les faits morphologiques n'avaient dans leur description pure et simple qu'un petit intérêt par rapport à celui considérable qu'ils acquéraient lorsqu'on avait pu arriver à en faire entrevoir l'explication rationnelle possible.

La méthode de recherches du naturaliste doit donc, à mon avis du moins, se rapprocher autant que possible de celle du physicien, et, comme elle, comprendre en quelque sorte deux étapes :

1° La constatation des faits en eux-mêmes, c'est-à-dire, dans le cas particulier, des dispositions morphologiques.

2° L'explication de ces faits, c'est-à-dire la recherche des causes déterminantes de ces mêmes dispositions.

Or n'a-t-on pas actuellement d'excellentes raisons de croire

que ce sont les agents extérieurs physiques, comme la pesanteur, ou chimiques comme le degré de salure d'un milieu aquatique par exemple, les conditions de fonctionnement dans ce qu'elles ont de plus général, qui déterminent les dispositions morphologiques.

Pour comprendre la morphologie d'un animal, il sera donc indispensable de connaître d'abord les conditions dans lesquelles il vit, son genre de locomotion, ses attitudes habituelles, etc., etc.

C'est pour me conformer à ce principe que j'ai cru bon au début d'une série d'études sur les Edentés de la famille des Paresseux de donner une idée de leurs attitudes et de leur locomotion. Je considère ce court mémoire comme une sorte de préface indispensable aux recherches ultérieures que je compte publier sur la morphologie et la morphogénie de ces animaux.

I

Etude des attitudes des Bradypodidae.

Les *Bradypodidae*, communément appelés *Paresseux*, sont parmi les groupes de Mammifères un de ceux dont les attitudes sont les plus spéciales et un de ceux aussi chez lesquels on les connaît peut-être avec le moins d'exactitude et de précision. Dans la plupart des livres anciens, dans BUFFON, notamment (voy. fig. 1) on prête à ces animaux des attitudes absolument *contre nature*, et, si un certain nombre d'auteurs les représentent actuellement, même dans les livres de vulgarisation et les livres classiques, dans des attitudes physiologiques et exactes, d'autres, encore aujourd'hui continuent à les figurer comme les naturalistes d'autrefois.

Dans les Musées de même, on peut encore observer à côté de *Bradypodidae* montés dans des attitudes véritablement physiologiques, un certain nombre d'autres de ces animaux affectant des positions qu'ils n'ont certainement jamais prises de leur vivant.

Parfois on les représente soit marchant à quatre pattes comme des Chiens, soit assis sur leurs ischions comme de petits Ours ou grimpant aux branches des arbres à la façon des Singes. Or,



FIG. 1. *Bradypus* représenté dans une attitude défectueuse (Buffon et Daubenton).

d'après les voyageurs qui en ont observé à l'état sauvage, aussi bien que d'après les personnes qui en ont vu en Ménagerie, ils ne prennent *jamais* de semblables positions.

Bien plus, en admettant qu'ils puissent désirer se tenir de cette façon, il leur serait, de par la constitution même de leurs membres, aussi difficile de le faire qu'il le serait à un cheval de

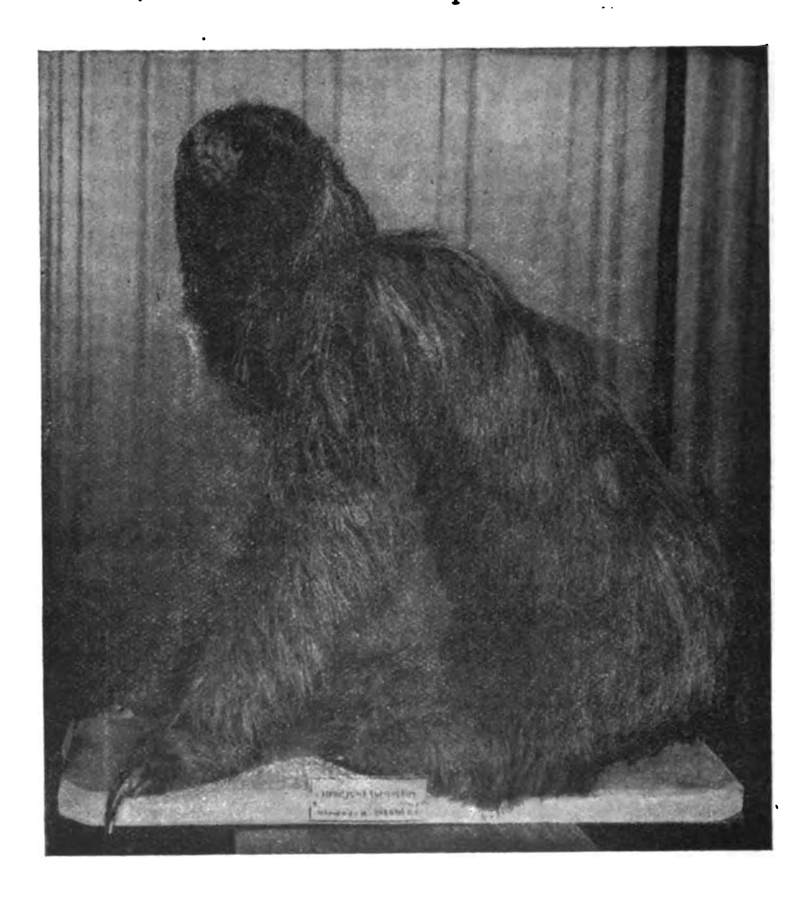


FIG. 2. Montage en peau ancien de *Bradypus* (*Hemibradypus ?*) *torquatus* Illig. (attitude défectueuse).

monter un escalier par exemple. Dans cet état de choses, il m'a semblé utile de fixer définitivement la question des attitudes des *Bradypodidae*.

Les documents vrais et précis (et les documents photographiques sont seuls dans ce cas) que l'on possède à ce point de vue sur les Paresseux sont extrêmement rares ; je ne connais

guère que la chronophotographie d'un pas de *Choloepus* par Muybridge (1902), chronophotographie qui nous renseigne à la fois sur les attitudes et la locomotion de cet animal.

Ce précieux document nous montre déjà très nettement l'attitude du *Choloepus* qui est, comme l'on sait, une attitude renversée par rapport à celle que l'on observe chez les Primates ayant un genre de vie comparable. Le *Choloepus* progresse sous les branches le ventre dirigé en haut et le dos en bas.

J'ai eu moi-même l'occasion de pouvoir étudier en grands détails au cours du printemps de 1902, à la Ménagerie du Muséum, les différentes attitudes d'un *Choloepus didactylus* Linn. offert par le Gouverneur de la Guyane française et qu'on ne put conserver vivant qu'une quinzaine de jours environ.

M'occupant depuis plusieurs années déjà de l'étude des caractères d'adaptation des *Bradypodidae*, j'avais demandé à M. Sauvinet, Assistant de la Ménagerie, de vouloir bien me prévenir lorsqu'il recevrait un de ces animaux vivants. L'occasion se présenta sans trop tarder : un matin, je reçus un télégramme de M. Sauvinet. Je me rendis immédiatement à la Ménagerie. Le *Choloepus* était dans une cage à treillage métallique ; mais je fus bientôt vivement désappointé en voyant que l'animal pour lequel j''étais venu se refusait absolument à faire quelque mouvement que ce soit. Il était roulé en boule et accroché, à l'aide de ses puissantes griffes tout en haut du grillage de sa cage, figurant une sorte de masse informe couverte de poils, hors de laquelle n'apparaissaient ni tête, ni membres (voy. fig. 1 de la Planche). Sa respiration régulière semblait indiquer qu'il dormait profondément, et, aucun des moyens que nous employâmes, M. Sauvinet et moi, ne réussit à le faire sortir de sa torpeur et quitter cette position. Au bout de peu de temps, nous nous rendîmes compte que mieux valait y renoncer, et, réfléchissant que les Edentés sont en général des animaux de mœurs nocturnes, je proposais à M. Sauvinet de remettre notre visite à la nuit prochaine ; après avoir pris une photographie de l'animal dans sa position de sommeil, nous nous retirâmes.

Le soir même à 11 heures, nous retournâmes tous deux à la Ménagerie, accompagnés de M. Noguès, étudiant en médecine, attaché au laboratoire du professeur Marey et habile photographe.

Le *Choloepus* avait quitté la position qu'il occupait dans la journée. Cette fois il reposait sur la paille qui garnissait le fond de sa cage, accroché au treillage par les griffes de ses quatre membres, les avant-bras dans leur extension maximum (qui est normalement assez peu considérable) et la tête repliée sur la poitrine (voy. fig. 2 et 3 de la Planche). Il dormait encore. Après l'avoir photographié dans cette nouvelle position, nous n'avons pas eu de peine cette fois à le réveiller et nous pûmes arriver sans beaucoup d'efforts à le sortir de sa cage. Nous le déposâmes alors sur le sol. Le pauvre animal s'y montra absolument dépaysé, ne sachant que faire de ses longs bras qu'il projetait lentement à droite, à gauche, sans prendre jamais aucune position stable. On voyait qu'il n'était pas là dans les conditions normales de son existence. Nous lui présentâmes alors une large planche tenue inclinée à 45 degrés environ sur le sol. Il n'essaya pas de la gravir. Une longue branche sèche lui fut ensuite présentée dans la même position, le Choloepe la saisit alors de ses longs bras et s'y suspendit le dos tourné vers le sol. Nous pûmes alors prendre plusieurs photographies représentant l'animal exécutant l'ascension de la branche. Nous fîmes varier l'inclinaison de cette dernière, lui donnant successivement la position verticale, la position horizontale et toutes les positions intermédiaires. Lorsque la direction de la branche se rapprochait de la verticale, l'animal n'arrivait à son sommet que très péniblement, donnant, par les regards qu'il jetait à droite et à gauche, des marques évidentes du trouble dans lequel il se trouvait. C'était lorsque la branche était horizontale qu'il paraissait en somme le plus à son aise (voy. fig. 4 et 5 de la Planche).

Pendant deux heures, nous fîmes ainsi progresser l'animal le long de cette branche, prenant de nombreuses photographies avec l'aide d'explosions de magnésium. A aucun moment il ne

quitta la position ci-dessus décrite, c'est-à-dire qu'il resta toujours le dos tourné vers le sol. Ses mouvements étaient lents, peu amples, et ses membres semblaient complètement dépourvus de souplesse. La tête seule se mouvait sans cesse et avec une grande rapidité. De temps en temps il s'arrêtait et prenait alors une position de repos un peu bizarre, rapprochant les quatre membres et laissant paraître entre eux sa tête (voy. fig. 6 de la Planche).

Pour soutenir et récompenser sa bonne volonté, je lui offrais de temps en temps des bananes qu'il saisissait dans la paume d'une de ses mains en repliant par-dessus ses longues griffes, et qu'il portait ensuite à sa bouche. C'était d'ailleurs, paraît-il, d'après le dire du gardien qui le soignait, la seule nourriture qu'il acceptât avec plaisir.

Ces documents que je fournis ici sur les attitudes du *Choloepus* sont donc complètement d'accord avec ceux que fournit l'examen des photographies de MUYBRIDGE. Si l'on se fie aux représentations que donnent actuellement la majorité des auteurs aussi bien des Bradypes que des Choloepes, on peut estimer qu'ils le sont également avec les renseignements qu'ont pu fournir tous ceux qui ont soigneusement observé ces animaux à l'état sauvage ou en ménagerie.

Ce qui caractérise en somme au point de vue de l'attitude les *Bradypodidae*, c'est qu'ils sont arboricoles dans toute l'acception du terme. Bien plus, ils le sont exclusivement, en ce sens qu'ils paraissent ne pouvoir se tenir et progresser à terre. Ce sont les plus arboricoles de tous les animaux. Ils doivent naître et mourir dans le même arbre, et, si par aventure il leur arrive de tomber à terre, il doit leur être impossible de regagner leur séjour habituel, et, il est vraisemblable qu'ils meurent alors de faim ou deviennent pour les animaux féroces une proie facile.

Ce qui est vrai pour le *Choloepus* semble l'être *a priori* pour les autres animaux de la famille des *Bradypodidae* (*Hemibradypus* et *Bradypus*).

Nous verrons au cours des mémoires ultérieurs quelles sont

les modifications que ce genre de vie si spécial a produites sur leur organisme.

II

Etude de la locomotion des Bradypodidae.

Les documents que j'utiliserai pour cette étude sont de deux ordres :

1° Les chronophotographies de Muybridge (1902) d'un pas de *Choloepus*.

2° Les observations faites par moi-même sur le *Choloepus* de la Ménagerie du Muséum d'Histoire naturelle dont il vient d'être question.

Malheureusement, comme pour la question des attitudes, je ne puis apporter ici aucune contribution à la locomotion ni du *Bradypus* ni de l'*Hemibradypus;* elle semble *a priori* devoir être très analogue à celle du *Choloepus*.

Muybridge (1902), dans son atlas, a représenté, obtenus par son procédé chronophotograpique spécial, les stades successifs d'un pas complet de *Choloepus*, c'est-à-dire la série des différents mouvements qui s'exécutent entre deux positions semblables de l'animal sur une branche. Malheureusement beaucoup des photographies de Muybridge (1902) sont extrêmement floues. Il en résulte que dans beaucoup de cas on ne peut savoir exactement si, par exemple, un membre est soulevé ou appuyé. Un certain nombre de fois nos observations personnelles nous ont permis de nous fixer ; mais dans d'autres cas il nous a été impossible d'arriver à la certitude. Néanmoins, et comme nos doutes n'ont porté que sur des points de détails, l'exposé que nous donnons du mode de locomotion du *Choloepus* peut être considéré comme véritablement exact.

Muybridge représente (page 79) 12 positions successives du *Choloepus*, nous les numéroterons de I à XII. (Voir fig. 3.)

Position I : L'animal est suspendu à la branche par les ongles puissants de ses quatre membres ; ceux du bipède latéral gauche sont rapprochés l'un de l'autre, l'antérieur très

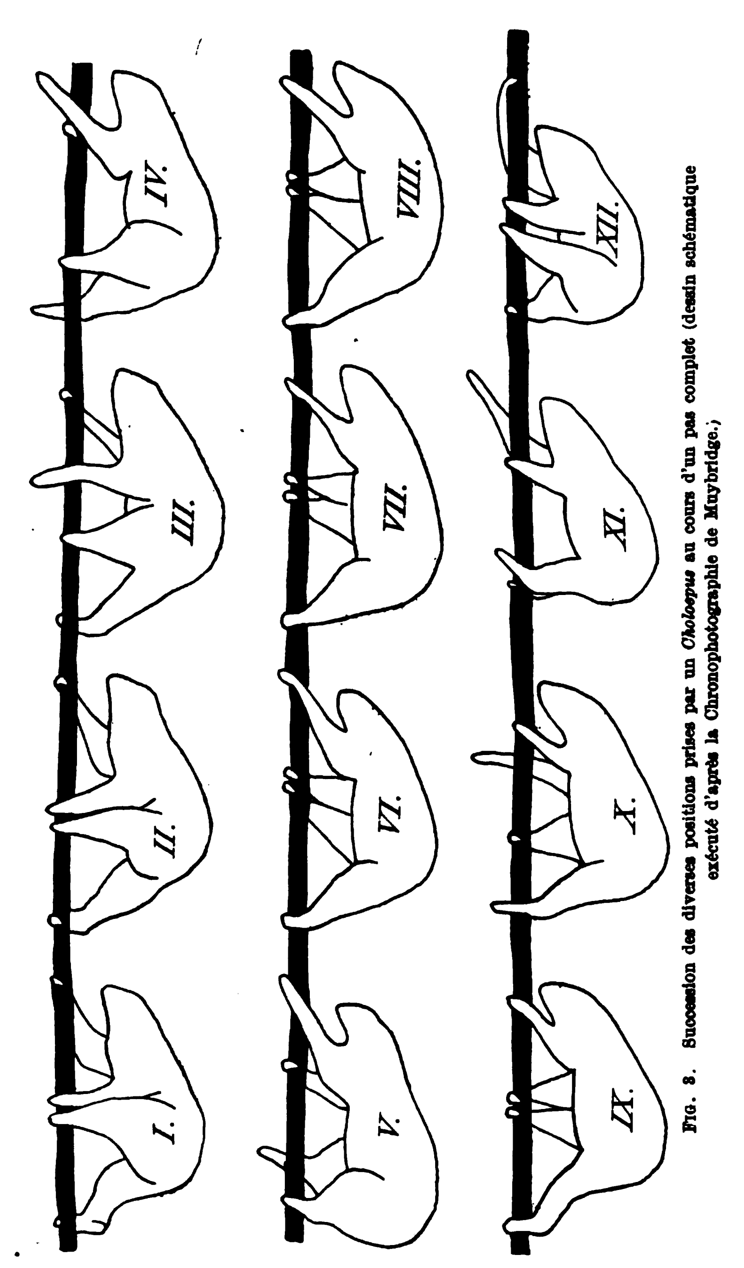


Fig. 8. Succession des diverses positions prises par un *Choloepus* au cours d'un pas complet (dessin schématique exécuté d'après la Chronophotographie de Muybridge.)

légèrement projeté en arrière, le postérieur très légèrement projeté en avant, ceux du bipède latéral droit au contraire, sont éloignés au maximum et en extension.

Position II : Elle est sensiblement la même que la position I ; toutefois l'animal par la contraction des muscles fléchisseurs de son membre antérieur droit (on voit nettement que ce dernier tend à se rapprocher de la verticale) et des muscles extenseurs de son membre postérieur gauche, (j'ai constaté, ainsi qu'il le sera dit plus loin par la palpation, la réalité de ces contractions musculaires) tend à faire progresser son corps en avant. En même femps son membre antérieur gauche, et, peut-être aussi, quoiqu'à un degré moindre, son membre postérieur droit semblent manifester une tendance à se détacher de la branche.

Position III : La progression du corps en avant continue par le fait des mêmes contractions musculaires que précédemment. Le membre antérieur gauche est maintenant nettement détaché de la branche et s'en trouve même assez éloigné ; quant au postérieur droit il semble également en train de s'en détacher à son tour. La photographie de Muybridge floue en ce point ne permet pas de s'exprimer d'une façon plus catégorique. Quoi qu'il en soit et si même le membre postérieur droit est vraiment détaché de la branche, il en est moins éloigné que l'antérieur gauche, ce qui exprime nécessairement qu'il s'en détache un certain temps après ce dernier. Sur le *Choloepus* du Muséum d'Histoire naturelle, je me suis rendu compte du retard de courte durée, mais indiscutable, que présente dans son soulèvement le membre postérieur sur le membre antérieur diagonal.

Position IV : Continuation par le même mécanisme du même mouvement de progression du corps en avant. Les membres antérieurs gauches et postérieurs droits sont nettement éloignés de la branche. Par suite de la progression du corps le premier est maintenant en avant de son homologue du côté droit.

Position V : Le corps a encore progressé en avant ; les membres antérieurs droits et postérieur gauche agents actifs de cette progression sont maintenant dans une direction perpendiculaire à celle de la branche. Le membre antérieur gauche s'est abattu sur la branche et le postérieur droit ne va pas tarder à retomber à son tour. Il est important de noter cette avance pour l'appui du membre antérieur gauche sur le postérieur droit, elle est en quelque sorte compensatrice du retard pour le soulèvement du membre postérieur droit sur l'antérieur gauche. Cette avance et ce retard ne paraissent pas être absolument égaux. Il semblerait que le membre antérieur est toujours un peu moins longtemps soulevé que le postérieur diagonal.

Position VI : Le corps a encore progressé en avant par le fait de la contraction des muscles fléchisseurs du membre antérieur droit, et extenseurs du membre postérieur gauche. Sur la silhouette VI on se rend compte que ces muscles ne sont pas loin d'être à bout de course. En même temps le membre postérieur s'est abattu à son tour sur la branche se mettant au contact de l'antérieur droit. L'animal se trouve alors dans une position très voisine de la position I avec cette différence que ce sont les membres du côté droit qui occupent la position qu'occupaient ceux du côté gauche et inversement. L'animal a accompli un demi pas.

Positions VII-VIII-IX-X-XI : Le deuxième demi-pas s'accomplit de la même façon que le premier, mais ce sont cette fois les membres antérieur droit et postérieur gauche qui se soulèvent, pendant que les membres antérieur gauche et postérieur droit sont les agents actifs de la progression.

Pendant les positions VII et VIII la progression du corps en avant paraît encore se continuer par le fait des contractions musculaires des muscles fléchisseurs du membre antérieur droit et extenseurs du membre postérieur gauche. Il semble que ce ne soit qu'à partir de la position VIII que ces muscles soient à bout de course. Ce n'est qu'à partir de ce moment en tous cas que les membres antérieur droit et postérieur gauche tendent à se soulever.

Position XII : L'animal occupe en ce moment une position voisine de celle qu'il occupait en I. Le membre antérieur droit s'est abattu sur la branche ; mais le postérieur gauche n'est pas encore à son contact. C'est le retard déjà signalé du membre postérieur à l'appui (voyez position V). Si l'auteur avait représenté une treizième photographie, elle aurait certainement réalisé d'une façon parfaite la position I.

Les figures 4, 5, 6, 7, représentent le déplacement et la trajectoire de chacun des membres pris en particulier.

Fig. 4. Positions successives occupées par le membre antérieur droit au cours d'un pas complet (*Choloepus*).

Sur cette figure, on se rend compte que pendant l'appui, le membre, par le fait de la contraction de ses muscles fléchisseurs, tourne autour d'un point fixe pris sur la branche. Lorsqu'il est arrivé à occuper une direction à peu près perpendiculaire à cette dernière, il tourne alors autour d'un point fixe (lequel d'ailleurs, par le fait de la progression du corps en avant déterminée par la contraction des fléchisseurs de l'antérieur gauche et des extenseurs du postérieur droit, se déplace d'arrière en avant), situé probablement dans l'articulation scapulo- humérale ou dans son voisinage.

Cette figure, ainsi que les figures 5, 6, 7, a été exécutée d'après la chronophotographie de Muybridge.

Fig. 5. Positions successives occupées par le membre antérieur gauche au cours d'un pas complet (*Choloepus*).

Mêmes observations que pour la figure précédente.

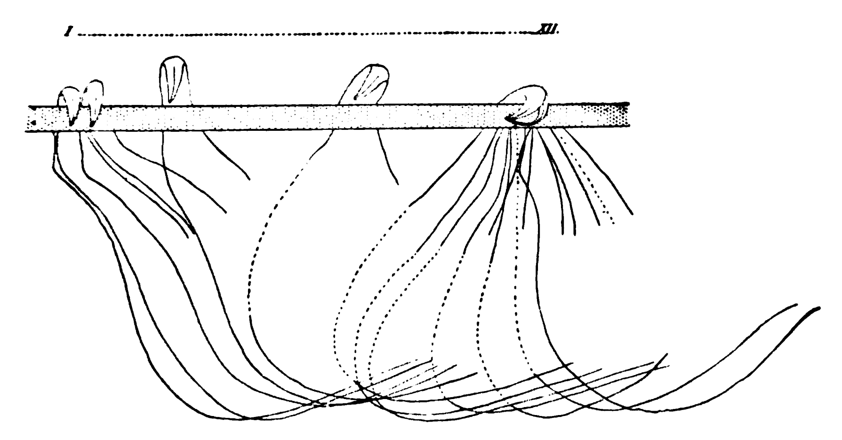


FIG. 6. **Positions successives occupées par le membre postérieur gauche au cours d'un pas complet (*Choloepus*).**

Sur cette figure, on se rend compte que pendant l'appui le membre tourne, par le fait de la contraction de ses muscles extenseurs, autour d'un point fixe pris sur la branche. Lorsqu'il est arrivé à occuper une direction à peu près perpendiculaire à cette dernière, il tourne alors autour d'un point fixe (lequel d'ailleurs, par le fait de la progression du corps en avant déterminée par la contraction des fléchisseurs de l'antérieur gauche et des extenseurs du postérieur droit, se déplace d'arrière en avant), situé probablement dans l'articulation coxo-fémorale ou dans son voisinage.

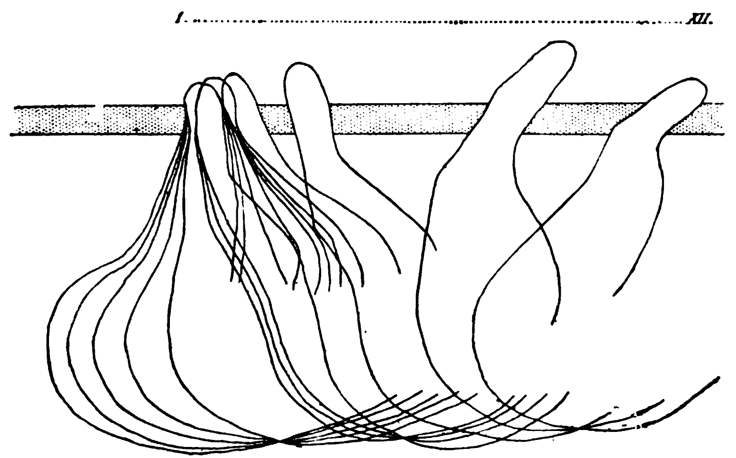


FIG. 7. **Positions successives occupées par le membre postérieur droit au cours d'un pas complet (*Choloepus*).**

Mêmes observations que pour la figure précédente.

Malheureusement, je n'ai pu me servir pour l'étude que j'ai faite du *Choloepus* de la Ménagerie du Museum de la méthode

chronophotographique : les locaux ne s'y prêtaient pas ; de plus le fait que l'animal se refusait à se mouvoir en plein jour rendait également l'exécution de la chose extrêmement difficile. J'ai dû me contenter de l'observation pure et simple, qui, dans l'étude de la locomotion peut parfois être si féconde, surtout lorsqu'il s'agit d'un animal dont les mouvements sont aussi lents que ceux du *Choloepus*. Par ce seul procédé, j'ai pu constater effectivement que l'animal se mouvait à peu près toujours de la façon représentée par MUYBRIDGE (1902) et pour ainsi dire jamais différemment. Je reconnais toutefois qu'il ne serait pas inutile de recommencer les expériences de MUYBRIDGE (1902), et je compte tenter de le faire à la prochaine occasion.

Au cours de mes observations, j'ai pu me rendre compte aussi que la progression du corps en avant se faisait ainsi qu'il l'a été annoncé, non seulement par la contraction des extenseurs du membre postérieur fixé, mais aussi par celle des fléchisseurs du membre antérieur. La simple palpation m'a permis de me rendre facilement compte de l'action de ces muscles fléchisseurs du membre antérieur laquelle est véritablement très puissante.

On sait combien a été discuté ces dernières années le rôle des membres antérieurs dans la propulsion du corps chez les animaux à attitude normale, le cheval notamment. La plupart des auteurs, en effet, admettent que chez le cheval la propulsion se fait par l'intermédiaire des membres postérieurs seuls, les membres antérieurs ne jouant simplement le rôle que de colonnes de soutien. L'opinion contraire a cependant été émise et certains pensent que les membres antérieurs jouent un rôle actif dans la propulsion prenant un point d'appui sur le sol et amenant en quelque sorte par la contraction de leurs muscles fléchisseurs le corps à eux. Le lieu n'est point ici de prendre parti dans cette question. Disons seulement qu'en ce qui concerne le *Choloepus*, il nous a semblé que les membres antérieurs jouaient un rôle peu important dans la propulsion du corps lorsque la branche sur laquelle se déplaçait l'animal était horizontale. Lorsque la branche était inclinée et que l'animal la

gravissait, leur rôle était indiscutable et très important. L'animal grimpe alors autant qu'il marche. Lorsque la branche était inclinée en sens inverse et que l'animal descendait la pente, il ne contractait plus du tout les fléchisseurs de ses membres antérieurs et la contraction des extenseurs des membres postérieurs était elle-même très diminuée. Il profitait en quelque sorte de l'action de la pesanteur, et avait plutôt besoin de se retenir que de faire effort pour avancer. Le rôle des membres antérieurs était alors nul. Mais le paresseux n'aime guère descendre les pentes, d'autre part les branches sont rarement horizontales. Il s'ensuit qu'il est le plus souvent dans les conditions où les fléchisseurs de ses membres antérieurs se contractent, de telle sorte que l'on peut considérer leur contraction comme un acte normal de la locomotion de cet animal qui tient à la fois de la marche et du grimpement. Les membres antérieurs jouent donc en somme un rôle important dans la propulsion du corps chez les Paresseux.

D'après la méthode de Marey (1873) on peut écrire graphiquement de la façon suivante le pas du *Choloepus* chronophotographié par Muybridge (1902). J'ai suivi dans cette figure aussi exactement que je l'ai pu les indications de l'auteur; mais le flou de certaines photographies a souvent rendu ma tâche difficile.

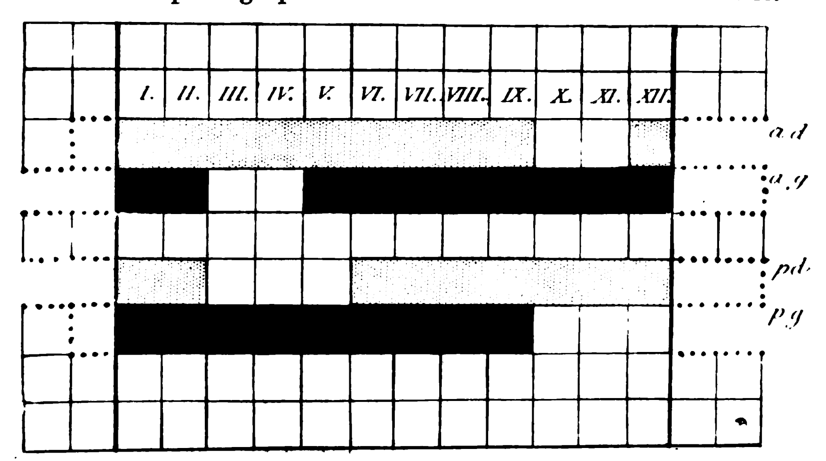


Fig. 8. Notation (d'après la méthode de Marey) d'un pas de *Choloepus* d'après la chronophotographie de Muybridge. *ad*, membre antérieur droit; *ag*, membre antérieur gauche; *pd*, membre postérieur droit; *pg*, membre postérieur gauche.

De ces observations sur le *Choloepus* il ressort que l'allure qu'affecte cet animal est une allure diagonale, c'est-à-dire que les mouvements des membres sont associés en diagonale, l'antérieur droit et le postérieur gauche d'une part, le postérieur droit et l'antérieur gauche d'autre part. On conçoit d'ailleurs qu'il serait difficile qu'il en fût autrement. Si ces animaux à attitude renversée avaient une allure latérale analogue à l'amble du cheval, ils risqueraient de rester suspendus par leurs deux membres du même côté. Pour éviter cette occurrence ils devraient contracter énergiquement les muscles adducteurs de leurs membres de l'autre côté afin de lutter contre l'influence de la pesanteur qui tendrait dans le cas de leur attitude spéciale à s'opposer à l'appui qu'elle favorise au contraire dans le cas de la locomotion d'un animal tel que le cheval.

Dans cette allure du *Choloepus* il n'y a pas une synergie strictement absolue entre les deux bipèdes diagonaux. Cela se voit bien dans la figure 3 : ainsi qu'il l'a été dit le membre antérieur se met en contact avec la branche avant que le membre postérieur ne l'ait atteinte (Position V).

Il résulte de ceci que l'allure renversée du *Choloepus* est une sorte de trot décousu dans lequel l'animal ne perdrait jamais le contact avec la branche sur laquelle il progresse. Non seulement le *Choloepus* ne perd pas contact avec la branche le long de laquelle il progresse mais encore entre chaque demi pas il y a un moment où ses quatre membres sont en contact avec elle.

L'allure de cet animal peut en adoptant la notation proposée par Marey (1873) s'inscrire de la façon schématisée suivante (voy. fig. 9).

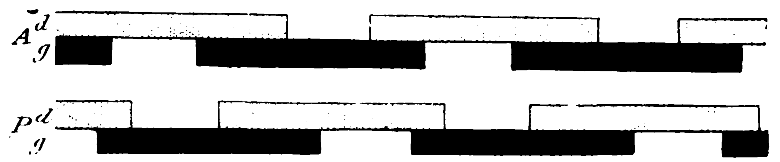


Fig. 9. Notation simplifiée et schématisée (d'après la méthode de Marey) de l'allure du *Choloepus*. Même légende que la figure précédente.

III

Résumé et Conclusions.

1° Les *Bradypodidae* (Paresseux) sont des animaux essentiellement et exclusivement arboricoles.

2° Leur attitude dans les arbres est toujours renversée, c'est-à-dire que leur dos est tourné vers le sol.

3° Leur locomotion est lente et ils paraissent affecter d'une manière constante une allure diagonale comparable à un trot légèrement décousu dans lequel l'animal ne perdrait jamais contact avec la branche sur laquelle il progresse et dans lequel entre chaque demi pas ses quatre membres seraient en même temps en contact avec elle.

INDEX BIBLIOGRAPHIQUE

1903. ANTHONY (R.). Die Morphogenie oder Lehre von der Enstehung der Formen. Wien.

1905. ANTHONY (R.). Note préliminaire sur les attitudes et les caractères d'adaptation des Edentés de la famille des *Bradypodidae*. (*Bull. Mus. Hist. nat.*, n° 5, p. 385.)

1902. BEDDARD. Mammalia. London.

1868. BREHM. La vie des animaux illustrée. Les Mammifères. Baillière, Paris.

1765. BUFFON et DAUBENTON. Histoire naturelle générale et particulière avec la description du Cabinet du Roi, vol. XIII.

1904. DEMENŸ (G.). Mécanisme et éducation des mouvements. F. Alcan, Paris, pp. 378-381.

1891. FLOWER et LYDEKKER. Mammals living and extinct. London.

1873. MAREY. (E. J.) La machine animale. Baillière, Paris.

MÉNÉGAUX (A.) Les Mammifères in *La vie des animaux illustrés.* Paris, J.-B. Baillière.

1902. MUYBRIDGE. Animals in motion. Chapmann and Hall. London.

1889. SEITZ. Zur Lebengeschichte der Faultiere (*Der Zool. Garten* XXX.

LÉGENDE DE LA PLANCHE II

FIG. 1. ***Choloepus didactylus*** **Linn. dormant accroché aux parties supérieures de sa cage. (Cette photographie et les suivantes ont été prises à la Ménagerie du Muséum d'Histoire naturelle sur un seul et même animal.)**

FIG. 2. **Le même dormant accroché aux parties inférieures du grillage de sa cage.**

FIG. 3. **Le même s'étirant après avoir été réveillé.**

FIG. 4-5. **Le même progressant le long d'une branche inclinée.**

FIG. 6. **Le même suspendu à une branche dans une attitude de repos.**

ARCHIVES DE ZOOLOGIE EXPÉRIMENTALE ET GÉNÉRALE
IVe Série, Tome VI, p. 73 à 102, pl. III
25 Février 1907

L'ORIGINE DES NÉMATOCYSTES DES ÉOLIDIENS

PAR

L. CUÉNOT

Professeur à la Faculté des Sciences de Nancy.

SOMMAIRE

Etat de la question

La présence de nématocystes chez les Eolidiens a été interprétée de deux façons différentes : pour la très grande majorité des auteurs, ces organites appartiennent en propre au Mollusque et se développent dans les cellules (cnidoblastes) qui tapissent intérieurement les sacs cnidophores des papilles ; la ressemblance complète, l'identité pour mieux dire, qu'ils présentent avec les nématocystes des Cœlentérés rentre dans la catégorie des phénomènes de convergence.

Mais, d'autre part, on sait que les Eolidiens à nématocystes, sans exception, se nourrissent précisément de Cœlentérés, Actinies ou Hydraires ; frappé par ce fait, T. STRETHILL WRIGHT, dès 1858, avait pensé que les nématocystes des Eolidiens pourraient bien provenir des Cœlentérés ingérés ; malgré les observations et expériences assez probantes qu'il avait faites, cette manière de voir a paru sans doute par trop invraisemblable, et ses publications ont passé tout à fait inaperçues ; ce n'est que tout récemment, en 1903, que cette idée a été reprise par GLASER et par GROSVENOR.

Les arguments invoqués à l'appui de leur thèse par WRIGHT, GLASER et GROSVENOR, sont d'ordre varié : les uns relèvent d'observations, les autres d'expériences. On peut les grouper de la façon suivante, en ne mentionnant que les plus frappants :

1° Diverses espèces d'Eolidiens, pris sur diverses espèces d'Hydraires, ont respectivement des nématocystes identiques à ceux de ces Hydraires ; de même, d'une façon générale, les Eolidiens qui dévorent les Actinies ont des nématocystes rappelant ceux de ces Cœlentérés (WRIGHT, GLASER, GROSVENOR).

2° Les nématocystes trouvés en abondance dans les excréments des Eolidiens, et qui proviennent sans aucun doute des Cœlentérés ingérés, sont généralement identiques à ceux des sacs cnidophores (GROSVENOR).

3° Il est vrai qu'il y a d'assez nombreux Eolidiens (*Fiona, Glaucus, Doto*) qui se nourrissent de Cœlentérés et qui n'ont ni sacs cnidophores ni nématocystes, mais la réciproque n'est pas vraie : les Eolidiens qui mangent autre chose que des Cœlentérés, soit des Bryozoaires (*Janidæ*), soit des œufs de Poissons (*Calma glaucoides*), sont toujours dépourvus de sacs cnidophores et de nématocystes.

4° Les divers individus d'une même espèce d'Eolidien n'ont pas toujours des nématocystes identiques ; il peut y avoir une assez forte variation, qui trouverait une explication simple dans un changement de nourriture (GROSVENOR, ABRIC).

5° Un jeune *Eolis alba*, trouvé dans un aquarium où il s'est

probablement métamorphosé (depuis deux mois environ), n'a sûrement pas eu d'Hydraires à sa disposition. Il ne renferme pas de nématocystes (GLASER).

6° *Eolis Drummondi*, vivant sur *Tubularia indivisa*, a des nématocystes semblables à ceux de cet Hydraire. Après un jeûne prolongé, l'*Eolis* est nourri avec des *Coryne eximia ;* le jour suivant, ses papilles et son tube digestif renferment des nématocystes de *Coryne* mélangés à ceux de *Tubularia* (WRIGHT).

Des *Rizzolia peregrina* ont dans les sacs cnidophores, au moment de leur capture, de petits nématocystes pyriformes d'Hydraires (provenant de tentacules d'*Eudendrium ?*) ; ils sont placés dans un aquarium renfermant uniquement l'Hydraire *Pennaria Cavolinii*, qui a des nématocystes ovoïdes, grands et petits. Au bout de neuf jours, on trouve dans les sacs cnidophores des *Rizzolia* un mélange des nématocystes originels et de ceux de *Pennaria ;* au bout d'un mois, les premiers ont été presque entièrement remplacés par les nématocystes de *Pennaria* (GROSVENOR).

7° Si les nématocystes se développaient dans les cellules des sacs, on devrait trouver tous les stades de développement, ce qui n'est pas ; les nématocystes sont toujours parfaits, quelle que soit leur taille. La présence d'un canal de communication entre le diverticule hépatique et le sac ne se comprend guère que si les nématocystes arrivent dans ce dernier par la voie digestive.

Assurément, ces arguments et ces expériences, surtout présentés en masse, sont probants ; mais le fait à prouver est tellement extraordinaire, tellement invraisemblable, peut-on dire, que de nouvelles recherches à ce sujet ne paraîtront peut-être pas superflues. Je les avais, du reste, commencées avec la conviction, malgré la lecture du mémoire de GROSVENOR, que les nématocystes des Eolidiens leur appartenaient bien en propre, et avec l'idée préconçue qu'il fallait trouver une explication, influence chimique ou autre, de la ressemblance indiscutable des nématocystes d'Eolidiens avec ceux des Cœlentérés dont

ils se nourrissent habituellement. Mes expériences m'ont forcé de changer complètement d'opinion ; j'espère donc qu'on les trouvera convaincantes.

Les Eolidiens étudiés et leurs proies

J'ai étudié surtout deux Eolidiens fréquents dans le bassin d'Arcachon pendant les mois d'été : *Berghia cœrulescens* Laurillard, parfaitement conforme à l'excellente description donnée par Trinchese (1882), et *Spurilla neapolitana* Delle Chiaje, bien décrite également dans les travaux de Bergh, Trinchese et Vayssière. Ces deux espèces se rencontrent ensemble dans les parcs à Huîtres, sous les collecteurs, les vieilles caisses abandonnées et les pierres, accompagnées d'une faune assez riche d'animaux fixés, Spongiaires, Actinies, Balanes et Tuniciers. Des observations préliminaires m'ont permis de préciser les Cœlentérés dont ils se nourrissent : *Berghia cœrulescens* s'attaque uniquement à une petite Actinie du groupe des Sagartiadées, l'*Aiptasia lacerata* Dalyell, et surtout, peut-être exclusivement, à la variété α à tentacules carminés, qui présente, quand on la voit en place, une ressemblance décevante avec l'Eolidien (1).

Spurilla neapolitana est plus éclectique et plus vorace : elle attaque surtout des Sagartiadées : *Aiptasia lacerata* Dal. et *Aiptasia erythrochila* P. Fischer, *Cylista viduata* Müll., *Heliactis bellis* Ellis, et une espèce de la famille des Phellidés, *Phellia elongata* Delle Chiaje (2). Quand la colonne est peu consistante, comme c'est le cas chez les *Aiptasia*, les Actinies sont dévorées entièrement, sans qu'il reste de résidu ; si la colonne est coriace, la Spurille, quand elle a réussi à l'entamer, mange le contenu de la cavité du corps, mésentéroïdes et organes génitaux, ainsi que les tentacules, mais laisse intacte la plus grande partie de la colonne. Je n'ai jamais vu les Spurilles tenter d'attaques sur

(1) Voir à l'*Appendice*, note II, quelques remarques sur la ressemblance mimétique entre Eolidiens et Cœlentérés.

(2) Voir à l'*Appendice*, note III, des références au sujet de la détermination des Actinies citées au cours de ce travail.

Sagartia troglodytes Johnston et *Bunodes Balli* Cocks ; elles s'approchent souvent de *Sagartia sphyrodeta* Gosse, mais comme cette espèce rejette au moindre contact des quantités d'aconties, les Spurilles sont visiblement incommodées par ces organes et s'écartent d'un animal aussi bien défendu.

Un sens très délicat, l'olfaction sans doute, avertit les Eolidiens de la présence d'une proie qui leur convient. Bien souvent, dans des aquariums renfermant des Spurilles immobiles, cachées sous des pierres, j'ai laissé tomber des *Aiptasia*, qui sont leur mets de prédilection ; presque aussitôt, les Eolidiens se mettent en marche, se dirigeant tout droit vers l'Actinie ; quand ils l'ont rencontrée, ils tâtent la colonne avec leurs rhinophores et commencent à la ronger; le muffle buccal se dilate d'une façon singulière, et son extrémité s'applique étroitement, comme une ventouse, sur l'Actinie. Les particules alimentaires passent ainsi dans le tube digestif de l'Eolidien, sans subir de contact avec l'eau ambiante ; ce qui explique que les nématocystes de l'Actinie parviennent intacts, non déchargés, dans les diverticules hépatiques des papilles.

Identité des nématocystes des Eolidiens avec ceux de leurs proies

Les nématocystes trouvés dans les sacs cnidophores sont incontestablement identiques à ceux des Actinies attaquées ordinairement par *Berghia* et *Spurilla*, et cela seul permet déjà d'affirmer l'origine actiniaire des premiers. En dehors des spirocystes (qui ne se rencontrent jamais dans les sacs cnidophores), les Sagartiadées et les *Phellia* ont deux types principaux de nématocystes, que je qualifierai de forme barbelée et de forme spiralée. La première (pl. III, fig. 5, 6; figures I et III du texte, page 88) a une capsule allongée, de taille variable, qui est surmontée, à l'état de dévagination, par un tube basilaire sur lequel sont implantées de nombreuses barbules dirigées vers la capsule ; ces barbules sont petites et rares au voisinage de celle-ci, et augmentent en taille et en nombre à mesure qu'on s'en éloigne ; le tube basilaire, à son extrémité distale, porte un court tronc

de cône, sans barbules, qui se prolonge par un très long et très mince filament creux (1). La forme spiralée diffère de la précédente par la constitution du tube basilaire qui ressemble (fig. 8) à une vis doublement spiralée, ne portant pas de barbules, mais de courts piquants à peine visibles ; le filament terminal est souvent d'une longueur considérable. Chez *Aiptasia erythrochila*, on rencontre, dans les tentacules seulement, une forme de grande taille (fig. 7), modification du type barbelé, qui paraît absolument propre à cette espèce ; je ne l'ai vue nulle part ailleurs. Elle diffère de la forme habituelle par la longueur inusitée du tube basilaire qui décrit (dans l'état invaginé) une double boucle à l'intérieur de la capsule.

Chez *Berghia*, qui mange uniquement *Aiptasia lacerata*, on trouve presque exclusivement de grands nématocystes barbelés à tube basilaire droit ; la forme spiralée est rare et petite. Identité parfaite de formes et de dimensions entre les nématocystes de l'Actinie et de l'Eolidien.

Chez *Spurilla*, qui a un régime très varié, il y a du polymorphisme dans les nématocystes d'un même animal, et de notables différences entre les divers individus : les nématocystes barbelés et spiralés ont des tailles très variables, et parmi eux on rencontre fréquemment, mais pas constamment, le nématocyste à tube basilaire bouclé, caractéristique de l'*Aiptasia erythrochila*. J'ai isolé dans un aquarium, pendant plusieurs semaines, des Spurilles auxquelles je ne donnais en pâture, mais à profusion, que cette espèce d'*Aiptasia ;* immanquablement, j'ai vu dans les sacs cnidophores le nématocyste caractéristique. Dans une même cellule de sac cnidophore, on peut trouver plusieurs formes de nématocystes, comme l'ont déjà constaté Bedot (1896) et Abric (1904-*a*).

Il est presque superflu de dire que les nématocystes libres dans la cavité des diverticules hépatiques, de même que ceux inclus dans les excréments, sont aussi identiques à ceux des sacs

(1) Voir à l'*Appendice*, note I, une description détaillée du nématocyste barbelé et de son mode de fonctionnement.

cnidophores. Je mentionnerai en passant que l'on trouve dans les excréments, outre des nématocystes non déchargés, de très nombreux spirocystes intacts ; il est fréquent d'en voir de libres à l'intérieur des diverticules hépatiques ; et cependant, comme on le sait, il n'y a jamais de spirocystes dans les sacs cnidophores; mais ce n'est pas parce qu'ils sont digérés avant d'y arriver, comme on le croyait.

Chez *Aeolidiella glauca* Alder et Hancock, dont je n'ai eu qu'un exemplaire entre les mains, j'ai trouvé dans les sacs cnidophores les deux formes habituelles de nématocystes, spiralée et barbelée ; il est probable que cette espèce s'attaque aussi à des Actinies voisines des *Sagartia*, mais je ne l'ai pas constaté *de visu*.

Expériences démontrant l'origine alimentaire des nématocystes des Eolidiens

J'ai cherché à réaliser une expérience cruciale, différente de celles de Wright et Grosvenor, parce que la substitution d'une espèce de Cœlentéré à une autre, dans le régime alimentaire des Eolidiens, donne difficilement des résultats démonstratifs; souvent, tel Eolidien ne mange qu'une seule espèce de Cœlentéré et n'en accepte pas d'autre (par exemple *Berghia*) ; ou bien, s'il attaque plusieurs espèces, celles-ci sont voisines et ont des nématocystes à peu près identiques (par exemple *Spurilla*). Mes expériences sont faciles à refaire, et confirment par une autre voie celles qui sont basées sur le changement de nourriture.

Avec de fins ciseaux coupant très bien, je sectionne chez des *Berghia* et des *Spurilla* toutes les extrémités des papilles, de façon à enlever les sacs cnidophores ; il faut une certaine patience pour atteindre toutes les papilles, mais ce n'est pas impossible ; d'ailleurs, s'il reste sur les côtés du corps quelques petites papilles avec sacs intacts, cela ne trouble pas l'expérience. Les animaux ne paraissent pas souffrir de l'opération.

Je les divise ensuite en deux lots, qui sont placés dans les meilleures conditions d'existence possibles (eau très aérée,

pierres pour s'abriter). Les Eolidiens du premier lot ne reçoivent absolument aucune nourriture; ceux du second sont nourris abondamment avec une seule espèce d'Actinie, dont on étudie minutieusement les nématocystes.

La cicatrisation des papilles coupées se fait très rapidement, et elle est suivie peu après de la régénération de nouveaux sacs cnidophores à l'extrémité distale et aux dépens du diverticule hépatique (fig. 1); ces sacs apparaissent, suivant les lots, de 7 à 10 jours après l'amputation. A partir de ce moment, il suffit d'enlever quelques papilles aux Eolidiens de l'un et l'autre lots, et de les examiner telles quelles au microscope, pour se faire une opinion sur la question. Les sacs des Eolidiens abondamment nourris, bien que très petits, à peine formés (7 jours après amputation), *ont leurs cellules internes bourrées de nématocystes adultes* (fig. 1 et 2). On trouve aussi d'assez nombreux nématocystes libres dans la cavité des diverticules hépatiques. Tous ces nématocystes, aussi bien les libres que ceux renfermés dans les cellules des sacs, sont *identiques* dans les moindres détails à ceux de l'Actinie donnée comme nourriture.

Je citerai en particulier l'exemple suivant : une Spurille, amputée depuis 7 jours, a mangé durant ce temps (le 6e jour) une seule *Aiptasia erythrochila*, de grande taille, *mais sans toucher à la couronne tentaculaire ;* les cellules des sacs cnidophores sont bourrées des nématocystes de l'*Aiptasia ;* j'y trouve trois formes de nématocystes barbelés, une grande (capsule de 49 μ environ de longueur), une moyenne (28 μ) et une petite (13 μ), et une forme petite et effilée de nématocyste spiralé (capsule de 17 μ environ de longueur). Or les nématocystes barbelés petits et moyens, ainsi que les nématocystes spiralés, proviennent des mésentéroïdes de l'*Aiptasia*, tandis que la grande forme des nématocystes barbelés se trouve dans les aconties. Comme la Spurille n'a pas touché à la couronne tentaculaire, qui renferme seule le nématocyste barbelé à tube basilaire bouclé (fig. 7), cette forme ne se trouve pas dans les sacs cnidophores.

Au contraire, chez les Eolidiens laissés à jeun, les sacs, bien que parfaitement développés et tapissés intérieurement de grandes cellules (fig. 3), *ne renferment pas de nématocystes,* même 18 jours après l'opération. Les cellules des sacs ont un cytoplasme vacuolaire renfermant quelques sphérules jaunâtres, mais sans le moindre indice de nématocystes en voie de formation.

La conclusion s'impose : puisqu'il n'y a pas de nématocystes dans les sacs régénérés des Eolidiens à jeun, alors que ceux des Eolidiens bien nourris en sont bourrés, c'est que ces éléments proviennent des Cœlentérés ingérés.

Je dois dire que l'expérience ne donne pas toujours des résultats aussi tranchés ; il y a une cause d'erreur à peu près impossible à éviter, mais dont l'interprétation est facile. Bien que j'aie pris la précaution de faire jeûner les Eolidiens pendant quelques jours, préalablement à l'amputation des sacs, il peut arriver et il arrive parfois qu'il reste quelques nématocystes libres dans les cavités compliquées des diverticules hépatiques, provenant du dernier repas absorbé avant la période de jeûne préalable. Dès que les sacs sont régénérés, ces nématocystes passent par le canal de communication et se logent dans les cellules néoformées ; c'est ainsi que de temps en temps, on trouve quelques nématocystes adultes dans les sacs régénérés des Eolidiens à jeun ; il n'y en a qu'un très petit nombre par sac, de 1 à 6 par exemple, et jamais plus d'un dans une même cellule (fig. 4), ce qui contraste avec les centaines de nématocystes renfermés dans les sacs régénérés des Eolidiens bien nourris. Par exemple, sur une *Berghia* amputée depuis 18 jours, j'examine successivement 12 papilles, et je trouve : *un* sac renfermant trois nématocystes, *trois* sacs qui en contiennent chacun deux, *un* sac qui présente un seul nématocyste, et *sept* sacs n'en contenant pas un seul. Il est absolument impossible que ces rares nématocystes se soient formés dans les cellules régénérées, vu leur distribution capricieuse, leur petit nombre, et surtout le fait qu'ils sont *adultes* (fig. 4), *de grande taille,* et qu'ils ne sont accompagnés d'*aucune* forme jeune.

La présence accidentelle de ces nématocystes est d'ailleurs heureuse, car elle permet de réfuter deux critiques que l'on pourrait faire au dispositif expérimental que j'ai adopté. Supposons pour un instant un zoologiste qui continue à croire que les nématocystes des Eolidiens se forment sur place, dans les cnidoblastes des sacs : il pourrait dire, pour expliquer l'absence de nématocystes chez les amputés laissés à jeun, que les cellules des sacs régénérés n'en forment pas parce qu'elles n'ont plus assez de réserves, qu'elles sont dans un certain état d'inanition ; il pourrait objecter aussi que la formation des nématocystes par les cnidoblastes exige peut-être la présence chez l'Eolidien d'un excitateur chimique particulier, qu'il ne peut se procurer qu'en mangeant des Cœlentérés ; comme il est à jeun, il n'y a pas d'excitateur de la sécrétion, et il ne se développe pas de nématocystes. Or, puisqu'on trouve de temps en temps des nématocystes dans les sacs des amputés laissés à jeun, ces deux critiques, du reste spécieuses et hasardées, tombent complètement ; le zoologiste que j'ai supposé serait forcé de reconnaître que les Eolidiens n'ont pas besoin d'un excitateur pour fabriquer des nématocystes, et que les cellules des sacs ne sont pas non plus en état d'inanition. Mais si elles ne sont pas inanitiées et si l'excitant spécifique est une pure imagination, comment se fait-il que, dans les expériences réussies, il n'y ait pas du tout de nématocystes dans les sacs régénérés des Eolidiens privés de nourriture ? Le bon sens répond que c'est parce qu'il n'en entre point dans le tube digestif.

N'oublions pas, du reste, que la présence ou l'absence de nématocystes dans les sacs régénérés, suivant que l'Eolidien mange des Cœlentérés ou reste à jeun, ne constitue qu'une partie de la démonstration ; le fait que l'Eolidien nourri acquiert constamment des nématocystes *identiques* à ceux de l'Actinie qu'il mange, et surtout l'absence totale de stades de développement des nématocystes, dans quelque circonstance que ce soit, suffisent amplement à entraîner la conviction.

Régénération du sac cnidophore

Lors de la régénération, le sac cnidophore se développe exactement comme dans l'ontogénie normale (voir DAVENPORT, HECHT, KREMBZOW); après la cicatrisation de la papille, le diverticule hépatique, très ramifié comme on sait, est fermé à son extrémité distale; c'est la branche terminale, celle qui est la plus voisine de l'épiderme de la papille, qui donnera le sac cnidophore. A cet effet, elle présente un étranglement (fig. 2) qui sépare une région ovoïde — le futur sac — du reste du diverticule, tandis que l'étranglement deviendra le canal de communication. On trouve à ce moment de nombreuses mitoses dans l'épithélium du sac cnidophore. Le mésenchyme de la papille s'organise autour du sac et produit d'une part le revêtement musculaire de celui-ci, d'autre part le sphincter qui se développe très tôt autour du canal de communication, vers la base du sac.

L'épithélium du sac cnidophore régénéré m'a paru être vibratile au début de sa formation; plus tard je n'ai pu apercevoir de mouvements vibrants. Il est constitué (fig. 3) par de grandes cellules en forme de tronc de pyramide, qui présentent un noyau nucléolé, basilaire; la surface libre de la cellule porte souvent, à ce qu'il m'a semblé, un revêtement de très courts bâtonnets. Entre les grandes cellules fonctionnelles, il y en a de plus petites, ou plus exactement on voit entre elles, au contact de la basale, de nombreux noyaux qui sont sans aucun doute des noyaux de remplacement (*interstitial cells* de GROSVENOR).

Quand les cellules commencent à englober des nématocystes, (fig. 2), ceux-ci se voient seulement dans les cellules des régions supérieure et moyenne du sac; la base reste constituée par des cellules non différenciées (*embryonic zone* de GROSVENOR), présentant des mitoses, qui sont évidemment responsables de l'accroissement du sac.

On a remarqué bien des fois, lors de la régénération d'organes tentaculiformes, que celle-ci s'accompagnait fréquemment d ano-

malies ; les papilles des Eolidiens ne font pas exception à la règle ; il est très commun, après régénération du bout des papilles, de trouver deux ou même trois sacs cnidophores au lieu d'un seul (fig. 1). Il semble que la cause déterminante de l'hyperproduction des sacs est la multiplicité des contacts entre l'épiderme du sommet et de petites branches terminales du cæcum hépatique.

Fonctionnement du sac cnidophore normal

Il résulte sans conteste, de toutes les observations et expériences accumulées, que les nématocystes des Eolidiens proviennent bien des Cœlentérés qu'ils ont ingérés. Le canal de communication entre le diverticule hépatique et le sac cnidophore joue sans doute le rôle d'un filtre, arrêtant certains corps solides pour en laisser passer d'autres. Il est facile de constater, en effet, que les nématocystes seuls passent dans le sac, alors qu'il y a bien d'autres débris dans le contenu du tube hépatique ; on y rencontre très fréquemment des spirocystes intacts, et aussi des Diatomées, ayant à peu près la forme et la dimension de nématocystes allongés, et cependant ni Diatomées ni spirocystes ne passent dans le sac cnidophore. Le canal de communication est revêtu d'un épithélium vibratile à très longs cils ; il est probable que ceux-ci font un choix parmi les corps qui tendent à entrer dans le canal, soit en ne laissant passer que ceux qui sont particulièrement lisses, soit en commandant par voie réflexe l'ouverture du sphincter qui est à la base du sac cnidophore.

Quant à la capture par l'épithélium interne des nématocystes entrés dans le sac, elle est impossible à constater *de visu ;* on peut supposer qu'elle rentre dans le cadre des phénomènes de phagocytose. En tous cas, cette phagocytose présente un caractère bien particulier : les nématocystes ne sont pas ingérés par n'importe laquelle de leurs extrémités ; comme on l'a déjà remarqué, tous, sauf de rarissimes exceptions, sont disposés de

la même façon dans la cellule englobante (fig. 5) ; l'extrémité ouverte par laquelle se produit la sortie de l'appareil interne est toujours du côté libre de la cellule, de telle sorte que la dévagination peut se produire (comme cela arrive parfois sous l'action des réactifs), la cellule étant encore en place. C'est ce fait qui, au début de mes recherches, m'avait incité à croire que les nématocystes se développaient de toutes pièces dans les cellules du sac cnidophore ; mais puisqu'il n'en est pas ainsi, il faut que quelque tropisme oriente les nématocystes au contact de la cellule englobante, de façon à ce que l'extrémité fermée de ceux-ci entre la première dans le cytoplasme.

Les cellules des sacs cnidophores n'étant pas des cnidoblastes, c'est-à-dire des cellules formatrices de nématocystes, doivent recevoir un nom nouveau rappelant leur mode de fonctionnement : je propose de les appeler des *nématophages*. Ce terme me paraît préférable à celui de cellules agglutinantes suggéré par ABRIC (**1904*b***).

Les nématocystes des Eolidiens sont parfaitement fonctionnels, exactement comme ceux des Cœlentérés ; je n'ai jamais remarqué qu'ils soient modifiés en quelque manière par le cytoplasme étranger qui les englobe ; c'est peut-être là, du reste, le point le plus étonnant de leur histoire.

Valeur défensive des nématocystes des Eolidiens

Pour achever l'histoire des nématocystes, reste à voir si ces organites, empruntés aux Cœlentérés et devenus partie intégrante de l'organisme des Eolidiens, jouent un rôle quelconque dans la biologie de ceux-ci. Chez les Cœlentérés, les nématocystes ont sans aucun doute une valeur défensive ; en est-il de même chez les Eolidiens ?

Lorsqu'on touche un Eolidien avec une baguette de verre, il prend aussitôt une attitude particulière ; les papilles s'érigent, s'allongent et se tournent autant que possible vers le point lésé, comme si elles s'orientaient pour cribler l'ennemi de nématocystes ; mais en réalité, comme le dit très justement GROSVENOR,

il y a très peu ou même pas du tout de nématocystes rejetés au dehors par la contraction des sacs. Cette attitude est donc purement émotive, et n'a pas d'effet défensif direct. Ce n'est que lorsqu'on tracasse violemment l'animal, ou mieux encore lorsque les papilles sont arrachées et comprimées, qu'il sort des sacs une masse de cellules nématophages et de nématocystes, qui explosent aussitôt. Il y a de très bonnes raisons, tirées du mode de fonctionnement des nématocystes, pour croire que cette explosion non dirigée ne peut avoir qu'un effet insignifiant (voir à l'APPENDICE, note I) ; mais laissons cela et essayons des expériences.

Si un Poisson, par exemple, attaque un Eolidien, il mord tout d'abord les papilles, les arrache, et reçoit la décharge des nématocystes dans la bouche ; paraît-il en éprouver un effet quelconque ? Les expériences ont donné des résultats assez contradictoires, mais il est juste de dire qu'elles ont porté à la fois sur des Eolidiens et des Poissons différents.

HERDMAN et CLUBB jettent divers Eolidiens (*Coryphella rufibranchialis, Galvina picta* et *Facelina coronata*) dans des aquariums renfermant des *Blennius pholis, Gadus morrhua, Cottus bubalis* et *Trachinus vipera :* les Poissons nagent vivement vers les Nudibranches, et les avalent, mais pour les rejeter aussitôt ; ils reviennent parfois à la charge, mais pour les rejeter encore et cette fois d'une façon définitive ; les papilles détachées par le choc n'ont attiré aucun Poisson. Donc incomestibilité complète des Eolidiens. GARSTANG (*in* POULTON, **1890**, p. 200) obtient des résultats analogues : il jette *Galvina tricolor* Forbes (1), variété orange, dans un aquarium contenant de jeunes *Gadus pollachius ;* l'Eolidien est happé, puis rejeté après une ou deux secondes par deux Gades, qui semblent manifester leur surprise désagréable par des mouvements de la bouche identiques à ceux qu'ils effectuent lorsqu'ils ont happé des tentacules d'Actinies. De plus, GARSTANG constate que cet Eolidien et d'autres comme *Facelina coronata, Eolis Alderi,* placés sur la

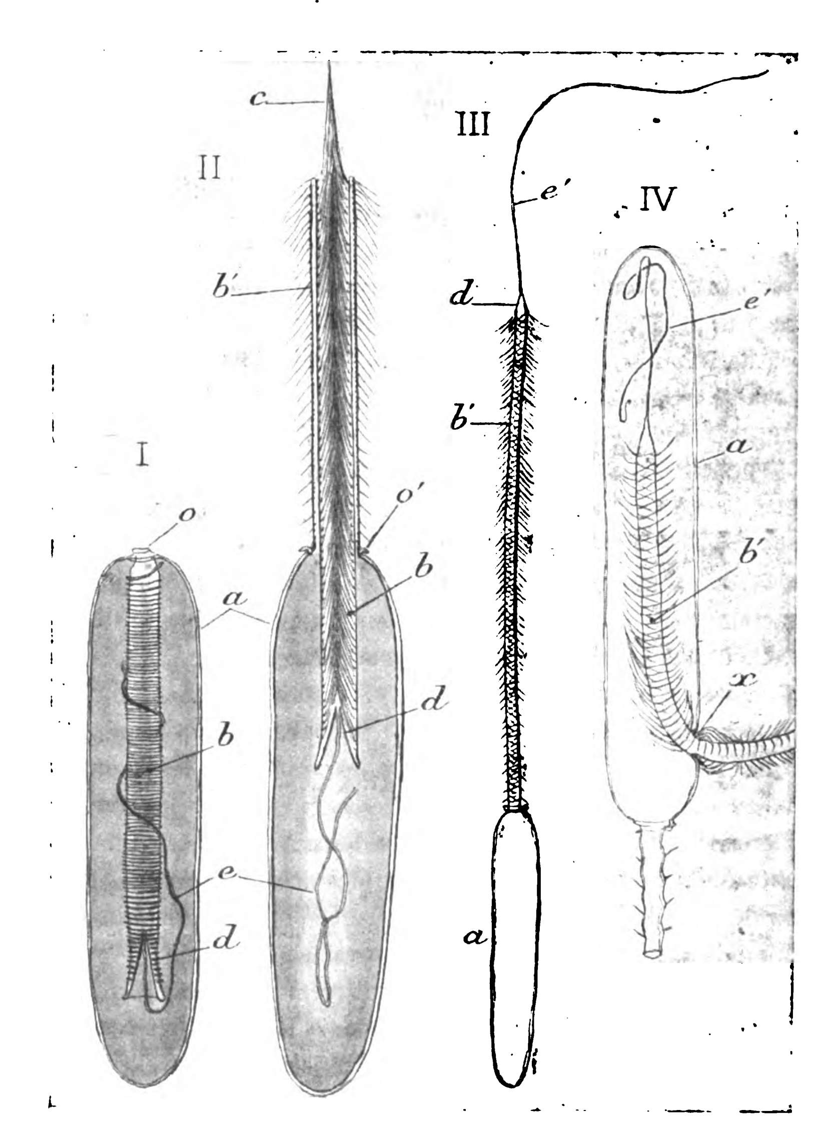
(1) Nom correct, synonyme de *Cavolina Farrani.*

langue, déterminent une sensation piquante très nette, qui varie d'intensité suivant la taille du Mollusque.

Cependant, la non-comestibilité des Eolidiens ne peut pas être tenue pour générale ; Mc Intosh (cité par Grosvenor) a remarqué que la Morue (*Gadus morrhua*) mange volontiers des *Eolis papillosa* et même des Actinies.

J'ai opéré de la même façon avec *Spurilla neapolitana ;* je jette des Spurilles venant d'être prises, donc en parfait état, dans une série d'aquariums renfermant des Poissons carnassiers, bien acclimatés, mais plutôt affamés : Grondin (*Trigla hirundo* Bloch), Griset (*Cantharus lineatus* Mont.), Bar (*Labrax lupus* Cuv.), Dorade (*Pagrus auratus* L.), Loche (*Gobius niger* L.). Les Trigles, Grisets et Dorades se précipitent sur les Spurilles et les avalent ; parfois ils les rejettent plusieurs fois, mais reviennent à la charge en poursuivant même les papilles détachées, et dévorent finalement Spurilles et papilles. Ils se comportent exactement de même avec de petites Actinies de taille semblable à celle des Eolidiens (*Aiptasia lacerata*). Par contre, des Poissons très voraces, comme les Dorades et les Bars, même affamés, refusent obstinément de manger de petites *Adamsia Rondeleti ;* ils les mordent, mais évidemment dégoûtés par les aconties, ils s'en écartent définitivement après la première tentative. La différence de comestibilité entre les deux Actinies est due sans doute au rejet plus ou moins facile des aconties : *Adamsia* les émet en quantité au moindre attouchement, tandis qu'ils sortent difficilement et en petit nombre chez l'*Aiptasia.*

Les *Gobius niger* nagent vivement vers les Spurilles qu'on leur jette, les happent quelquefois, mais les rejettent aussitôt et s'écartent définitivement ; si on leur jette de nouvelles Spurilles, ils les regardent tomber dans l'aquarium, semblent les reconnaître, puis s'éloignent. Ils se comportent exactement de même avec de petites Actinies de taille analogue. Les Spurilles présentent donc des défenses efficaces contre les *Gobius,* qui abondent du reste dans les stations où on rencontre ces Eolidiens, mais il reste à savoir si les Poissons sont repoussés par un goût



(Voir l'explication des figures dans le texte.)

a, capsule du nématocyste. *b*, tube basilaire invaginé dans la capsule. *b'*, tube basilaire dévaginé, hérissé de barbules. *c*, stylet perforant formé par les barbules accolées en pinceau. *d*, cône distal du tube basilaire. *e*, filament terminal invaginé. *e'*, filament terminal dévaginé. *o*, appareil operculaire fermant l'orifice de dévagination. *o'*, pièces operculaires rejetées sur le côté après la sortie du tube basilaire. *x*, trou perforé dans une capsule de nématocyste par le stylet d'un autre nématocyste.

désagréable global, ou bien seulement par les nématocystes. J'ai alors offert à des *Gobius* une Spurille dont j'avais sectionné presque tous les sacs cnidophores : il n'y a eu aucune différence : les *Gobius* ont happé la Spurille, mais l'ont rejetée aussitôt et ne l'ont plus attaquée. Malheureusement je n'ai fait cette expérience qu'une seule fois, il est vrai dans de très bonnes conditions ; elle paraît démontrer que vis-à-vis des Poissons, la valeur défensive des nématocystes des Eolidiens est très faible, sinon tout à fait nulle, et que les Eolidiens sont surtout protégés — quand ils le sont — par leur revêtement de mucus ou leur goût désagréable global.

Il serait intéressant d'expérimenter avec des Crustacés, qui paraissent redouter vivement les nématocystes, et de leur offrir des Eolidiens de même espèce, les uns normaux, les autres privés de leurs sacs cnidophores.

En somme, les Eolidiens ne sont pas dédaignés par tous les Poissons, leurs ennemis naturels ; quelques espèces tiennent ces Mollusques pour comestibles, mais il est à remarquer que les mêmes peuvent aussi manger des Actinies médiocrement armées, ce qui indique un palais assez peu susceptible. D'autres Poissons manifestent un franc dégoût pour les Eolidiens, mais il n'est pas du tout prouvé que ceux-ci doivent l'immunité à leurs nématocystes d'emprunt. Autant qu'on peut en juger d'après des expériences incomplètes, la valeur défensive de ces nématocystes paraît des plus réduites.

APPENDICE

I. Structure et physiologie du nématocyste

La structure des nématocystes est certes bien connue dans ses grandes lignes, mais néanmoins on a beaucoup de peine à trouver dans les classiques ou ailleurs des renseignements clairs et précis permettant d'interpréter les détails des images que l'on a sous les yeux. Aussi, bien qu'il n'y ait rien de très nouveau dans l'exposé qui suit, j'ai cru utile de décrire la structure

et le processus de dévagination du nématocyste de la forme barbelée ; on pourra les suivre facilement sur les figures ci-jointes, à peine schématisées.

Le nématocyste chargé, adulte (fig. I du texte, fig. 4 et 5 de la planche III), est constitué par une *capsule* oblongue, limitée par une membrane très élastique et rigide. Au sommet de la capsule, la membrane s'invagine pour constituer le *tube basilaire*, qui présente une striation en spirale extrêmement serrée ; à son extrémité inférieure, la membrane du tube basilaire se replie en dedans pour constituer le *cône distal*, et finalement celui-ci se continue, à son sommet, avec un tube capillaire, qui présente vraisemblablement un très fin orifice terminal. La place laissée libre dans la capsule est comblée par une substance amorphe et transparente, coagulable par le formol, qui présente les caractères de coloration du mucus, et qui est plus ou moins vénéneuse. A son sommet, la capsule est fermée par un petit appareil, trop petit pour qu'on le puisse bien comprendre, mais qui paraît plus compliqué qu'un simple opercule.

Lorsque le nématocyste a explosé (fig. III du texte), on retrouve facilement les parties sus-indiquées ; la capsule est parfaitement vide, son contenu muqueux ayant disparu ; le tube basilaire, parcouru par une spire à tours beaucoup plus écartés que dans le nématocyste chargé, est hérissé de barbules souples, très petites et écartées au voisinage de la capsule, et devenant de plus en plus grandes et serrées à mesure qu'on s'en éloigne. Le tube basilaire porte à son sommet le cône distal, qui se prolonge par le fin filament terminal. Dans le nématocyste explosé, on voit que le tube basilaire est deux ou trois fois plus long que dans le nématocyste chargé ; il subit donc un allongement propre. Je crois qu'on peut le comparer à un ressort à boudin, fortement serré et tendu à l'état chargé, et tout à fait détendu après l'explosion.

Lorsqu'on tue un Eolidien ou une Actinie par immersion dans du formol, on trouve facilement des nématocystes fixés par le réactif à divers stades de la dévagination, comme celui

représenté pl. III, fig. 6, et dans le schéma II du texte : l'appareil de fermeture a cédé sous la pression interne et se rabat au pôle supérieur de la capsule sous forme de deux petits opercules (?); le tube basilaire se dévagine, entraînant le cône distal et le filament terminal ; dans les nématocystes fixés, dont le contenu capsulaire muqueux est coagulé, on voit très bien un vide central correspondant à la place occupée par le tube basilaire. A mesure que ce dernier se dévagine, les barbules s'étalent. Pendant toute la période de dévagination du tube basilaire, l'extrémité libre de celui-ci porte à tout instant une pointe excessivement aiguë, un véritable trocart ; je pense que cette pointe est formée par les barbules internes accolées, à la façon des poils d'un pinceau qui « fait la pointe ». A mesure que le cône distal chemine dans l'intérieur du tube basilaire, celui-ci se détend derrière lui ; ce n'est que lorsque le cône apparaît au sommet du tube, que ce dernier acquiert sa longueur définitive. Le filament terminal, qui se trouvait alors engagé dans le tube basilaire, se dévagine à son tour, mais sans que sa longueur s'accroisse bien sensiblement. C'est pendant ce processus de dévagination que le contenu muqueux de la capsule disparaît; il est probable qu'il passe dans le tube basilaire et le filament capillaire pour s'échapper par l'orifice terminal de ce dernier.

L'explosion, que l'on peut provoquer avec certitude en instillant de l'acide acétique sous une préparation de nématocystes frais, n'est pas rapide comme l'éclair; elle dure un temps appréciable, une seconde, peut-être un peu plus.

La figure IV du texte, due à un hasard heureux, est extrêmement intéressante par les renseignements qu'elle donne sur le fonctionnement du nématocyste ; des nématocystes de *Berghia*, groupés en paquets, ont explosé sous l'action du formol, et j'ai pu, parmi eux, trouver nombre d'images analogues à celle que j'ai représentée : *a* est une capsule de nématocyste complètement explosé, et vide par conséquent ; un nématocyste voisin a également explosé, et trouvant devant lui cette capsule, l'a perforée avec son trocart (en *x*), et a continué à se dévaginer à

l'intérieur, en vase clos. On peut en déduire : 1° que le trocart a une puissance perforante précise et considérable, pour faire un trou comme à l'emporte-pièce dans une membrane aussi solide que celle d'une capsule ; 2° que le tube basilaire n'est pas très rigide, puisqu'il peut se courber à angle assez brusque ; 3° que les barbules latérales sont assez souples, car on les voit s'infléchir à l'entrée ; 4° que le filament terminal est également souple et incapable de perforer des tissus.

Il est donc évident que lorsque des nématocystes explosent au contact d'un animal, proie ou ennemi, ce sont les trocarts qui perforent la peau de celui-ci, permettant ainsi à la dévagination de se continuer dans les tissus internes de l'étranger ; grâce à leur souplesse, le tube basilaire et le filament terminal peuvent se glisser entre les obstacles et se déployer dans toute leur longueur. Les nématocystes jouent alors d'une façon parfaite leur rôle d'appareils inoculateurs du contenu capsulaire.

Mais, pour que les nématocystes remplissent efficacement leur rôle, il faut que leur attaque soit dirigée à peu près perpendiculairement au contact étranger, c'est-à-dire qu'il leur est nécessaire d'exploser sans quitter les cellules où ils sont renfermés ; c'est ce qui se produit effectivement pour les aconties et les tentacules d'Actinies. La majorité des nématocystes explose en place, quitte à tomber plus tard. Au contraire, si les nématocystes sont rejetés librement au dehors, par paquets ou isolément, plus ou moins englués dans du mucus, il y a toutes sortes de chances pour que les dévaginations se produisent dans des directions quelconques, et soient parfaitement inefficaces, soit que les trocarts n'entrent pas en contact avec l'ennemi, soit qu'ils glissent à sa surface abordée obliquement. Or, c'est précisément le cas des Eolidiens ; quand, à la suite d'une irritation convenable, le sac cnidophore rejette nématocystes isolés ou nématophages entiers, la dévagination ne se produit qu'en dehors de l'Eolidien, dans tous les sens possibles, de sorte qu'un nombre considérable de nématocystes ne peuvent pas agir comme inoculateurs. Je ne dis pas qu'ils ne servent à rien, mais enfin

il me paraît difficile de les présenter comme des armes offensives aussi efficaces que celles des Cœlentérés ; chez l'Eolidien, leur situation dans un sac interne est tout à fait défectueuse au point de vue de leur utilisation.

Quant à la cause déterminant l'explosion des nématocystes, elle n'est pas connue avec certitude ; on sait qu'elle peut agir sur le nématocyste en place, enfermé dans une cellule, aussi bien que sur un nématocyste parfaitement libre. La théorie la plus en vogue, celle d'IWANZOFF, reprise par GROSVENOR, y voit un phénomène d'osmose : la capsule renfermerait un corps très avide d'eau, mais qui ne peut en attirer normalement, parce que le nématocyste en place est entouré d'une solution hypertonique (cytoplasma) ; lorsque le nématocyste s'ouvre au sommet, ou est rejeté dans l'eau ambiante, il entre en contact avec une solution hypotonique ; l'eau pénètre à l'intérieur de la capsule, la pression interne devient considérable et l'explosion se produit.

Si l'on admet que le contenu intestinal des Eolidiens est une solution hypertonique, au même titre que les liquides tissulaires des Actinies, on comprend assez bien, dans cette théorie, que les nématocystes avalés par ceux-là ne se déchargent pas durant leur long trajet, puisqu'ils n'ont point de contact avec l'eau de mer hypotonique. Néanmoins la théorie osmotique soulève bien des difficultés, et je crois, avec VON LENDENFELD (**1904**), qu'elle est au moins incomplète. ABRIC (**1904**) n'accepte pas non plus que la dévagination soit due à l'action de l'eau de mer sur la gelée interne de la capsule ; il pense, sans insister d'ailleurs, que le cnidoblaste excité produit une sécrétion qui agit sur le contenu de la capsule et provoque l'explosion ; cela ne me paraît guère vraisemblable, puisqu'un nématocyste *complètement isolé*, chargé, peut très bien exploser sous l'influence d'un agent externe. La question est à reprendre ; des expériences précises, tenant compte des phénomènes d'ionisation, ne peuvent manquer de résoudre le problème.

II. Ressemblance mimétique entre Eolidiens et Coelentérés

Il y a parfois une ressemblance vraiment frappante entre des Eolidiens et les Cœlentérés dont ils se nourrissent habituellement : Giard (1888) remarque qu'à Wimereux, l'*Eolis papillosa* L. ressemble à s'y méprendre à *Sagartia troglodytes* Johnst. à demi contractée, et se trouve fréquemment sous les roches où vit cette Actinie ; Garstang (1890), tout en émettant des doutes sur l'observation précédente, cite un cas analogue : à Plymouth, l'*Aeolidiella Alderi* Cocks (1), qui se nourrit vraisemblablement d'une certaine espèce de *Sagartia* très commune, la mime à ce point qu'on prend fréquemment pour le Nudibranche des exemplaires de cette Actinie à demi enterrés dans le sable.

A Arcachon, *Berghia cœrulescens* rappelle singulièrement l'*Aiptasia lacerata* à tentacules carminés dont il se nourrit presque exclusivement, et qui habite les mêmes stations que l'Eolidien : les papilles de *Berghia* présentent vers l'extrémité une ceinture d'un rouge vif brillant, et quand l'animal est immobile dans une petite anfractuosité du substratum, il simule tout à fait une *Aiptasia* à demi épanouie ; un marin qui recueillait des *Berghia* avec moi, à Arcachon, s'y trompait constamment, et je dois dire que moi-même, bien qu'averti, j'avais parfois une certaine hésitation qui ne cessait qu'en provoquant par un contact la rétraction de l'Actinie. Je serais très disposé à ne voir dans ces trois exemples que des coïncidences sans signification, qui n'ont en tous cas aucun effet utile pour les Nudibranches non plus que pour les Actinies. Il n'y a rien de bien étonnant à ce qu'un *Eolis* couvert de papilles rappelle une Actinie hérissée de tentacules et de dimensions analogues ; la ressemblance de couleur pourrait bien être due quelquefois au passage du pigment de la proie dans le foie et les tissus du Nudibranche, c'est-à-dire être de l'*homochromie nutriciale*, comme dans le cas d'*Archidoris tuberculata* Cuv., *Rostanga coccinea* Forbes, *Cycloporus*

(1) Synonyme d'*Aeolidiella glauca* Ald. et Hanc.

papillosus Lang, *Lamellaria perspicua* L., qui empruntent leur couleur aux Eponges ou aux Synascidies dont ils se nourrissent (voir CUÉNOT, **1903**).

III. Détermination des Actinies citées

Les Actinies comptent parmi les animaux les plus difficiles à déterminer, tant en raison de leur très grande variabilité que de l'absence d'organes susceptibles de fournir des caractéristiques. Aussi, j'ai cru utile de donner quelques références au sujet des espèces citées au cours de ce travail, que j'ai recueillies à Arcachon (Bassin et large) ; je les ai déterminées surtout avec les ouvrages classiques de GOSSE et d'ANDRES, qui seraient excellents s'ils renfermaient plus de figures de détail; j'ai consulté également les travaux de P. FISCHER (**1875**, **1889**), qui a justement étudié les Actinies d'Arcachon, mais ils m'ont rendu bien peu de services, vu l'absence de figures et l'imprécision excessive des diagnoses.

J'ai trouvé à Arcachon les espèces suivantes d'*Actininæ :*

ACTINIDÉS : *Actinia equina* L. ; *Anemonia sulcata* Pennant.

BUNODIDÉS : *Bunodes Balli* Cocks.

PHELLIDÉS : *Phellia elongata* Delle Chiaje.

SAGARTIADÉS : *Heliactis bellis* Ellis ; *Cylista viduata* O. F. Müller ; *Adamsia Rondeleti* Delle Chiaje ; *Adamsia palliata* Bohadsch ; *Aiptasia erythrochila* P. Fischer ; *Aiptasia lacerata* Dalyell ; *Sagartia troglodytes* Johnston ; *Sagartia sphyrodeta* Gosse.

Parmi ces espèces, il en est quelques-unes, tout à fait conformes aux descriptions de GOSSE et d'ANDRES, qui sont très faciles à déterminer. Mais d'autres sont vraiment difficiles à identifier, comme le témoigne leur synonymie embrouillée ; ce sera sur celles-là seulement que je donnerai quelques détails, permettant de les reconnaître.

Phellia elongata Delle Chiaje. — Plusieurs exemplaires de petite taille fixés sur *Avicula hirundo* L. Cycles : 12, 12, 24... Le disque présente des lignes blanches opaques qui partent de

la base des tentacules des deux premiers cycles ; les tentacules sont colorés en brun au sommet et présentent vers leur milieu une paire de taches brunes. C'est sûrement une *Phellia,* mais ce n'est pas sans quelque hésitation que je rapporte mes échantillons à l'espèce *elongata,* qui présente de si nombreuses variétés, de l'aveu même d'ANDRES, qu'il n'est pas possible de décrire une forme typique.

Cylista viduata O. F. Müller. — Espèce très variable, trouvée assez souvent dans les parcs sur des coquilles, des collecteurs ; de petits exemplaires sont parfois fixés sur des *Maia squinado* vivants. La colonne opaque est parcourue par des bandes longitudinales, plus foncées que le fond, surtout nettes vers la base de la colonne et plus ou moins confuses vers le haut. Quand l'Actinie est contractée, on aperçoit vers le haut de la colonne de 10 à 14 points noirs, disposés assez régulièrement, qui sont des cinclides. Tentacules nombreux, translucides, se contournant comme des serpents ; les premiers cycles comprennent 12, 12, 24... tentacules ; ceux-ci ont le plus souvent une coloration intérieure noirâtre, qui dessine habituellement deux lignes longitudinales. Disque concave avec rayons gonidiaux jaunes ou bordés de blanc. La coloration générale est rose, rougeâtre, brune, verdâtre ou vert olive. Mes échantillons correspondent bien aux figures et descriptions de GOSSE et d'ANDRES ; P. FISCHER a dû trouver cette espèce à Arcachon ; je suppose que c'est sa *Sagartia troglodytes,* forme *a* (1889).

Aiptasia erythrochila P. Fischer. — Très abondante sur les algues, pierres, piliers de débarcadères. Espèce peu variable, d'un rouge saumon uniforme, avec tentacules d'un ton beaucoup plus clair ; la colonne est susceptible d'un grand allongement et peut atteindre plusieurs centimètres de long ; elle devient alors à demi translucide. Les rayons gonidiaux ont parfois une teinte d'un rouge plus foncé que le reste du disque, mais ce n'est pas constant ; les lèvres buccales sont le plus souvent d'un rouge assez vif. Les cinclides forment des tubercules légèrement saillants, bien visibles sur les animaux épanouis ;

ils sont alignés en séries longitudinales, mais sont épars sur toute la hauteur de la colonne ; les aconties sont blancs ; ils sortent surtout par les cinclides, plus rarement par l'extrémité des tentacules.

Chez de jeunes individus, j'ai compté avec certitude pour les premiers cycles : 6, 6, 12... tentacules ; mais chez les adultes, les cycles sont différents ; sur un grand exemplaire bien épanoui, j'ai compté 11, 11, 22..... Les tentacules sont nombreux, et pas très rétractiles ; il faut irriter assez fortement l'animal pour que le corps se contracte à fond et que les tentacules disparaissent complètement. J'ai trouvé dans les tentacules seulement une forme spéciale de nématocystes (fig. 7), que je n'ai vue nulle part ailleurs, et qui est bien reconnaissable par les boucles décrites par le tube basilaire à l'intérieur de la capsule.

C'est P. FISCHER (1875) qui a découvert cette espèce à Arcachon, et qui l'a décrite, du reste très mal, sous le nom de *Sagartia erythrochila ;* par l'ensemble de ses caractères, elle doit rentrer dans le genre *Aiptasia,* du reste très voisin ; il est très probable que cette forme est celle qu'ANDRES a rencontrée à Naples et décrite sous le nom d'*Aiptasia saxicola* (1884, p. 162) ; en tous cas, le nom de FISCHER a la priorité.

Aiptasia lacerata Dalyell. — Très abondante sous les pierres, les coquilles, les débris de vieilles caisses dans les parcs, etc., en compagnie d'*Aiptasia erythrochila.* Espèce à coloration extrêmement variable ; dans la forme que l'on peut regarder comme typique, la colonne est jaunâtre à l'état contracté, à peine colorée et transparente à l'état d'extension, permettant de voir facilement le tube œsophagien, les mésentéroïdes, les organes génitaux vivement colorés en rouge ; l'animal ne dépasse guère 15 à 20 millimètres de hauteur totale. Les tentacules sont souvent d'un rose vif, plus intense à l'extrémité distale ; il y a quatre cycles comprenant respectivement 6, 6, 12, 24 tentacules ; ceux-ci sont souvent entourés à leur base par un mince anneau brun. Les cinclides sont bordés de brun, légèrement saillants,

et forment environ 12 séries verticales, qui comprennent chacune de 1 à 4 cinclides. Ce qui caractérise bien cette espèce, c'est la présence autour de la bouche d'un pigment blanchâtre, opaque, dessinant une étoile à six rayons, parmi lesquels deux sont des rayons gonidiaux ; ces six rayons aboutissent à la base des tentacules du premier cycle. Quand on a bien reconnu le type, on en rapproche facilement les variétés, qui se distinguent par des changements dans le dessin péristomien, la couleur des tentacules, la teinte du corps qui va de l'incolore au vert sombre, etc.

Cette forme est certainement identique à celle de Naples qu'ANDRES appelle *Aiptasia lacerata* Dalyell, et surtout aux variétés α *planifrons* et β *crucifrons* (1884, p. 159). P. FISCHER a dû la trouver à Arcachon ; c'est probablement celle qu'il rapporte à *Sagartia pellucida* Hollard ; ANDRES, ne reconnaissant pas, et pour cause, l'identité de cette *S. pellucida* et de son *A. lacerata*, avait donné un nom nouveau (*Adamsia Fischeri*, puis *Sagartia Fischeri*) à la forme décrite par FISCHER ; c'est un nom qui doit disparaître.

Sagartia troglodytes Johnston. — Nombreux exemplaires dans la coquille de Balanes mortes ; répond parfaitement à la description typique de GOSSE (1860, p. 88). Je ne sais pourquoi ANDRES, qui paraît ne l'avoir jamais vue à l'état vivant, a rangé cette espèce dans le genre *Cylista* (sous le nom de *C. undata* Müll.) ; elle est aussi différente que possible de *Cylista viduata*, par exemple ; je trouve qu'elle rappelle beaucoup plutôt un *Heliactis*

Sagartia sphyrodeta Gosse. — Plusieurs exemplaires à Moulleau, près d'Arcachon, fixés sur des Zostères morts. Variété entièrement blanc opaque ; sur un seul individu, j'ai vu nettement autour de la base des tentacules l'anneau pourpre dont parle GOSSE ; sauf cette variation, cette forme répond parfaitement à la description de GOSSE (variété α *candida*).

CONCLUSIONS

Les nématocystes des sacs cnidophores des Eolidiens ne leur appartiennent pas en propre ; ils ne sont pas fabriqués par les cellules qui les renferment. Ils proviennent des Cœlentérés, dont les Eolidiens font leur nourriture ; les nématocystes des premiers passent intacts dans le tube digestif de l'Eolidien, puis dans les diverticules hépatiques des papilles ; ils franchissent le canal de communication cilié, qui exerce probablement un choix au passage, et arrivent dans les sacs cnidophores. Là, ils entrent dans les cellules de revêtement (nématophages), de façon à être tous orientés dans le même sens, le bout par lequel se fait la décharge étant tourné vers la surface libre de la cellule.

J'ai ajouté aux expériences et observations de WRIGHT, GLASER et GROSVENOR une nouvelle démonstration expérimentale : on supprime les sacs cnidophores à des Eolidiens, dont les uns sont nourris avec une espèce précise d'Actinie, tandis que les autres sont laissés à jeun ; dans les deux cas, les sacs se régénèrent rapidement par le même processus que dans l'ontogénie normale ; les Eolidiens bien nourris ont leurs nématophages bourrés des nématocystes de l'Actinie donnée comme aliment, tandis que les Eolidiens à jeun n'ont point de nématocystes.

Les Eolidiens ne paraissent pas tirer grand parti de ces armes offensives d'emprunt, rendues peu efficaces par leur situation dans un sac intérieur ; beaucoup de Poissons, il est vrai, considèrent les Eolidiens comme non comestibles, mais il ne semble pas que ce soit surtout à cause de leurs nématocystes.

Nancy, le 15 Décembre 1906.

INDEX BIBLIOGRAPHIQUE

1904. Abric. Sur le fonctionnement des nématocystes des Cœlentérés. (*C. R. Soc. Biol. Paris*, LVI, p. 1008).

1904 *a*). — Sur les nématoblastes et les nématocystes des Eolidiens (*C. R. Soc. Biol. Paris*, LVII, p. 7)

1904 *b*). — Les cellules agglutinantes des Eolidiens. (*C. R. Ac. Sc. Paris*, CXXXIX, p. 611).

1884 Andres. Le Attinie (*Fauna und Flora des Golfes von Neapel*, IX Monographie).

1896. Bedot. Note sur les cellules urticantes (*Revue Suisse Zool.*, III, p. 533).

1877. Bergh (R.). Beiträge zur Kenntniss der Aeolidiaden. (*Verhandl. der K. K. zool. bot. Gesells. Wien*, XXVI, p. 758).

1903. Cuénot. Contributions à la faune du bassin d'Arcachon. III. Doridiens. (*Bull. Soc. scient. d'Arcachon*, 7e ann., p. 1).

1906. — Les Eolidiens empruntent leurs nématocystes aux Cœlentérés dont ils se nourrissent. (*C. R. Soc. Biol. Paris*, LXI, p. 541).

1893. Davenport. Studies in Morphogenesis. I. On the development of the cerata in *Aeolis*. (*Bull. Mus. compar. Zool. at Harvard College*, XXIV, p. 141).

1875. Fischer (P.). Recherches sur les Actinies des côtes océaniques de France. (*Nouvelles Archives du Museum d'Hist. nat. Paris*, X, p. 193).

1875 *a*). — Anthozoaires du département de la Gironde et des côtes du sud-ouest de la France. (*Actes Soc. Linn. Bordeaux*, XXX, p. 183).

1889. — Nouvelle contribution à l'actinologie française. (*Actes Soc. Linn. Bordeaux*, XLIII, p. 251).

1890. Garstang. A complete list of the Opisthobranchiate Mollusca found at Plymouth. (*Journal Mar. Biol. Assoc.*, I, p. 399).

1888. Giard. Le laboratoire de Wimereux en 1888. Recherches fauniques. (*Bull. scient. France et Belgique*, XIX, p. 492).

1903. Glaser. Nematocysts of Nudibranch Mollusca. (*J. Hopkins Univ. Circ.* XXII, p. 22).

1860. Gosse. A history of the British Sea-Anemones and Corals. (*London*).

1903. Grosvenor. On the Nematocysts of Æolids. (*Proc. Roy. Soc. London*, LXXII, p. 462).

1895. HECHT. Contribution à l'étude des Nudibranches. (*Mém. Soc. Zool. France*, VIII, p. 539.)

1890. HERDMAN et CLUBB. Third Report upon the Nudibranchiata of the L. M. B. C. District. (*Proc. and Trans. Liverpool Biol. Soc.*, IV, p. 131.)

1902. KREMBZOW. Ueber den Bau und die Entwickelung der Rucken-anhänge der Aeolidier. (*Arch. für mikr. Anat.*, LIX, p. 181.)

1897. LENDENFELD (von). Die Nesselzellen der Cnidaria. (*Biol. Centr.*, XVII, p. 465 et 513.)

1904. — Die Nesseleinrichtungen der Aeoliden. (*Biol. Centr.*, XXIV, p. 413.)

1890. POULTON. The Colours of Animals. (*Intern. Sc. Series*, LXVIII, 2[e] édition, *London*.)

1878. TRINCHESE. Anatomia e fisiologia della Spurilla neapolitana. (*Mem. d. Acad. d. Sc. d. Instit. di Bologna*, (3), IX, p. 405.)

1882. — Aeolididae e famiglie affini del porto di Genova. (*Atti d. Reale Accad. dei Lincei*, (3), X, p. 5.)

1888. VAYSSIÈRE. Recherches zoologiques et anatomiques sur les Mollusques Opistobranches du golfe de Marseille, 2[e] partie. (*Ann. Mus. Hist. nat. Marseille*, III, mémoire n° 4.)

1858. WRIGHT (T. STRETHILL). On the cnidæ or thread-cells of the Eolidæ (*Proc. Roy. Phys. Soc. of Edinburgh*)

1863. — On the urticating filaments of the Eolidæ (*Microscopical Journal* (2), III).

EXPLICATION DE LA PLANCHE III

FIG. 1. Extrémité régénérée d'une papille de *Spurilla neapolitana*, 7 jours après amputation de la partie terminale, la Spurille étant abondamment nourrie d'Actinies. Il s'est formé deux nouveaux sacs cnidophores (*c*), dont les cellules internes sont bourrées de nématocystes. La pression du couvre-objet a fait sortir de chacun des sacs un paquet de cellules nématophages et de nématocystes ; *d*, diverticule hépatique. Sur le frais ; × 45.

FIG. 2. Coupe sagittale d'une papille de *Spurilla neapolitana*, 8 jours après amputation de l'extrémité ; la Spurille est abondamment munie d'Actinies (*Aiptasia*). Le sac cnidophore est en voie de régénération ; il est encore dépourvu d'orifice externe ; on voit des mitoses dans l'épithélium de la moitié inférieure : *d*, diverticule hépatique ; *e*, canal cilié de communication entre le diverticule et le sac cnidophore, entouré d'un sphincter ; *m*, revêtement mésenchymateux, qui donnera l'enveloppe musculaire du sac cnidophore ; *n*, cellules nématophages, bourrées de nématocystes d'*Aiptasia* ; *n'*, coupe transverse d'une cellule nématophage, montrant la section des nématocystes qu'elle renferme. Fixation au sublimé ; × 285.

FIG. 3. Partie d'une coupe transversale de sac cnidophore récemment régénéré, *Berghia cærulescens*, 18 jours après amputation de l'extrémité de la papille. Depuis l'opération, la *Berghia* est à jeun ; les cellules du sac sont absolument dépourvues de nématocystes : *m*, fibres musculaires en couche circulaire ; *m'*, fibres musculaires longitudinales ; *n*, cellules nématophages ; *r*, cellule intercalaire de remplacement. Fixation au picro-formol alcoolique ; × 880.

FIG. 4. Cellule nématophage isolée, provenant d'un sac cnidophore récemment régénéré. *Berghia cærulescens*, 18 jours après amputation de l'extrémité des papilles. Depuis l'opération, la *Berghia* est à jeun ; la cellule renferme cependant un nématocyste adulte d'*Aiptasia lacerata*, qui provient sans doute du dernier repas antérieur à l'amputation : *n*, noyau. Sur le frais ; × 935.

FIG. 5. Cellule nématophage isolée, provenant d'un sac cnidophore normal de *Berghia cærulescens* ; elle renferme une douzaine de nématocystes, dont huit seulement sont visibles sur la figure ; ils sont de taille variée et d'orientation constante : *n*, noyau. Fixation au formol ; × 650.

FIG. 6. Nématocyste provenant d'un sac cnidophore normal de *Berghia cærulescens* ; forme dite barbelée, fixée par le formol dans un état de demi-dévagination : *b'*, tube basilaire en voie de dévagination ; *c*, pointe aiguë, agissant comme perforatrice ; *d*, cône distal en train de cheminer dans le tube basilaire ; *e*, filament terminal, encore renfermé dans la capsule. × 880.

FIG. 7. Nématocyste provenant d'un sac cnidophore normal de *Spurilla neapolitana* ; c'est une forme barbelée, à tube basilaire très long, formant des boucles dans la capsule. Elle provient de la couronne tentaculaire de l'*Aiptasia erythrochila*. Sur le frais ; × 1080.

FIG. 8. Nématocyste de l'Actinie *Cylista viduata* ; forme dite spiralée, dessinée dans un état de demi-dévagination : *b'*, tube basilaire complètement dévaginé portant une double spire saillante ; *e*, partie du filament terminal encore renfermée dans la capsule ; *e'*, portion dévaginée du filament terminal. Sur le frais.

ARCHIVES DE ZOOLOGIE EXPÉRIMENTALE ET GÉNÉRALE
IVᵉ Série, Tome VI, p. 103 à 135.
15 Mars 1907.

ESSAI SUR LA MALACOGRAPHIE DE L'AFRIQUE ÉQUATORIALE

PAR

LOUIS GERMAIN

Les régions visitées pendant ces dernières années par les expéditions françaises conduites par MM. Foureau-Lamy, A. Chevalier, Lenfant, etc., ont comblé les grosses lacunes qui subsistaient encore dans la connaissance de la faune malacologique de l'Afrique équatoriale. Il devient dès lors possible d'indiquer les traits essentiels de cette faune et de montrer ses affinités avec celles des régions voisines. C'est ce que je vais essayer de faire dans les pages suivantes.

I

En 1861, le baron allemand Carl Clauss rentrait en Europe après une longue exploration au pays des Masaï. Il avait pu faire l'ascension du célèbre pic de Kilima-N'djaro et rapportait une petite collection de Mollusques qui furent étudiés par le Dʳ E. von Martens (1869). Peu après, les rares matériaux recueillis par Speke étaient décrits par l'Anglais Dohrn (1864).

Au cours de sa traversée de l'Afrique, de Tripoli au golfe de

Bénin (1847-1867), le D[r] Gerhard Rohlfs séjourna quelque temps à Kouka. Il y récolta les premiers Mollusques du lac Tchad parvenus en Europe. Le D[r] E. von MARTENS (1877) nous les fit connaître dans une note trop brève. Nous devons au même auteur une étude sur les Mollusques rapportés du pays des Niam-Niam par le D[r] Schweinfurth (1869-1874) (MARTENS, 1878), et ceux, plus nombreux en espèces, trouvés dans l'Oukambi et aux environs du mont Kénia par le D[r] Hildebrandt (MARTENS, 1878). A la même époque, le D[r] E. A. SMITH (1877), du British Muséum, publiait un intéressant travail sur les Mollusques du centre africain provenant des récoltes des voyageurs anglais et notamment de Stanley, sir Samuel Baker, lieutenant Verney Howett Cameron, D[r] Kirk et F. A. Simons.

Mais ces explorateurs ne s'étant guère attachés qu'à l'étude géographique des contrées traversées, les documents zoologiques concernant la faune équatoriale de l'Afrique restaient peu nombreux. Il en est tout autrement à partir de 1878, date de la création des stations scientifiques établies dans la région des grands lacs sous les auspices des Etats européens. Tandis que les Belges Cambier, Dutrieux et Wauthier (1) fondent une station à Karéma, (2) les Anglais Thomson, Hore, Hutley et Mullens, envoyés par la « *London Missionary Society* », se fixent à Oudjiji le 23 août 1878. Ils sont bientôt suivis par les Allemands : en 1880, une mission, sous les ordres de la société africaine d'Allemagne, et composée du capitaine von Schöler, de Böhm, Kayser et Reichard, s'établit à l'extrémité sud du lac Tanganika au moment même où Flegel explorait le cours de la Bénoué et les régions inconnues de l'Adamaoua.

La France ne reste pas étrangère à ce grand mouvement d'exploration. Un séminaire des Missions d'Afrique s'était fondé à Alger, en 1876, dans le but de préparer rationnellement des

(1) Plus tard, une troisième expédition belge, composée de Beudo, Roger, Blandain et Cadenhead se dirige également sur Karéma où elle arrive en avril 1880.

(2) Les belges, sous la direction du D[r] Van der Heuvel et du capitaine Popelin fondent une seconde station à Kouihara dans l'Ounyanyembé.

missionnaires-explorateurs. Il en part bientôt deux missions : l'une, composée de cinq personnes, parvient à Kadjei, sur les rives du lac Nyassa, en janvier 1879 ; l'autre, qui gagne le lac Tanganika, est rejointe, en 1881, par une troisième expédition comprenant, cette fois, quinze personnes. La plupart des récoltes malacologiques de ces voyageurs furent étudiées par J. R. BOURGUIGNAT (**1883**). Il en fut de même des matériaux rapportés par le capitaine Bloyet qui, parti de Zanzibar le 11 juin 1880, comme chef de la station française d'Afrique orientale, parvient à Koudoa dans l'Ousagara, et fonde définitivement la station à Kwa-Mgoungou. Enfin Victor Giraud rapporte, de sa longue exploration à la région des grands lacs, la majeure partie des documents qui serviront à BOURGUIGNAT pour écrire son Histoire malacologique du lac Tanganika. (BOURGUIGNAT, **1885**, **1888**, **1890**.)

Désormais l'élan est donné. Chaque expédition revient en Europe avec un matériel zoologique plus ou moins considérable, mais toujours intéressant. La région des grands lacs semble surtout le point de mire des explorateurs. Les Anglais Thomson (1883) ; O'Neill' (1885) ; Weiss, Jühlke et le Dr Hannigton (1883) ; le célèbre Stanley (1887-1888) ; J. T. Last (1885-1886) ; Sharpe (1890) ; H.-H. Johnston (1890, puis 1896-1897) ; etc. ; les Allemands Boehm, Reichard et Kaiser (1883-1884) ; Wissmann (1885) ; Dr Junker (1875-1886) ; le Dr Oscar Lenz (1884-1886) ; le comte Teleki et von Höhnel (1887-1888) ; Baumann (1890) ; le Dr Stuhlmann (1890-1892), etc. ; les Français F. de Meuse, Ed. Foa (GERMAIN, **1907**), parcourut en tous sens les vastes territoires de l'Afrique orientale compris entre le Congo et l'Océan Indien. Tandis qu'en Angleterre le Dr E. A. SMITH fait connaître, dans une série de publications (1), les découvertes de ses compatriotes, le Dr E. von MARTENS (**1898**) résume, dans

(1) Les travaux de SMITH se trouvent disséminés dans les *Proceedings of the zoological society of London* (**1880**, pp. 344-352, pl. XXXI ; **1881**, pp. 276-300, pl. XXXII-XXXIV ; **1888**, pp. 52-56 ; **1890**, pp. 478-485, pl. XLVIII ; **1890**, pp. 146-168, pl. V-VI, etc...) et dans les *Annals and magaz. of natural history* (5e série, VI, **1880**, pp. 425-430 ; 6e série, IV, **1889**, pp. 173-175 ; VI, **1890**, pp. 93-96 ; VIII, **1891**, pp. 317-324 ; X, **1892**, pp. 121-128, pl. XII, etc.).

un excellent ouvrage, la faune malacologique de cette partie de l'Afrique.

A mesure qu'elle semblait mieux connue, la faune des grands lacs intéressait de plus en plus les zoologistes. Celle du Tanganika surtout, par son étrangeté, son facies marin plus apparent que réel, fixait l'attention des naturalistes. Aussi le professeur Ray, Lancaster organise-t-il, avec le concours de la « *Royal Society* », une première expédition au lac Tanganika (1895-1896), bientôt suivie d'une seconde (1899-1900) placée sous le commandement de J. E. S. Moore et composée de sir John Kirck, sir William Thomson-Dyer, Dr Slater et M. Boulenger. Les résultats en furent considérables : au point de vue malacologique, MOORE put fixer les affinités d'un certain nombre de Mollusques (*Tiphobia, Limnotrochus, Bathanalia, Spekia*, etc.), dont il fit l'anatomie (**1903**).

Il restait à compléter ces données par l'étude de la faune du lac Rodolphe et des nombreuses masses d'eau voisines. L'expédition du comte TELEKI et de von HÖHNEL (**1892**) au Kilima N'djaro, au Kenia, aux lacs Baringo et Rodolphe ne nous fournit que de trop rares documents zoologiques. Il en est de même des voyages entrepris par le Français J. Borelli et par les Italiens VANNUTELLI et CITERNI (**1899**) qui complètent seulement au point de vue géographique les découvertes allemandes. L'exploration, toute récente (1904) de M. Maurice de Rothschild est, pour nous, autrement importante. J'aurai à revenir plus loin sur les intéressantes publications malacologiques que MM. NEUVILLE et R. ANTHONY y ont consacrées (**1906**).

Pendant que se multipliaient les voyages dans l'Afrique orientale, les régions du Tchad et du Chari étaient parcourues par des explorateurs qui, là du moins, sont presque tous Français.

Les premiers Mollusques de ces régions sont recueillis par la mission Foureau-Lamy (FOUREAU, **1904**, **1905**) qui quitte Sedrata le 23 octobre 1898. Après avoir, au prix de mille fatigues, traversé le Sahara, elle débouche, le 10 janvier 1900, sur les bords de la rivière Komadougou-Yobé et campe, un peu au delà

d'Arégué, sur les rives mêmes du Tchad. J'ai étudié ailleurs les intéressantes récoltes malacologiques de M. F. Foureau (GERMAIN, **1905**, **1905a**) et celles, plus récentes, de M. Lenfant, dans le lac Tchad (GERMAIN, **1906**). Mais les documents fauniques les plus importants que nous possédions jusqu'ici nous ont été fournis par la belle expédition conduite par MM. A. Chevalier, Decorse, Courtet et Martret, qui explorent, non seulement le lac Tchad, mais encore les bassins du Chari et de l'Oubangui (GERMAIN, **1904a**, **1906**). Je n'aurai garde d'oublier ici les officiers français, MM. Lacoin, Hardelet, Duperthuis et Moll qui, au cours de leurs travaux de reconnaissance, ont pris soin de recueillir des coquilles. (GERMAIN, **1906**.)

Enfin, en 1902, le lieutenant allemand Glauning récoltait à Kouka quelques Mollusques qui furent décrits par le regretté Dr E. von MARTENS (**1903**), alors directeur du Muséum de Berlin.

II

Dans les pages suivantes, je distinguerai, au point de vue faunique, trois régions peut-être un peu artificielles géographiquement. La première, que je désigne sous le nom de *Bassin du Congo*, correspond sensiblement à toute la partie de l'Etat indépendant située au sud du grand fleuve et de son affluent, l'Arouhimi. La deuxième comprend les pays explorés par M. A. Chevalier au cours de sa dernière mission, c'est-à-dire les régions entourant le lac Tchad et les territoires arrosés par le Chari, l'Oubangui, le Gribuigui et leurs tributaires. Enfin la troisième s'étend des grands lacs à la côte : elle rejoint, au nord, le pays des Gallas et celui des Somalis ; elle s'arrête, au sud, au cours du Zambèze. Elle comprend toute l'Afrique orientale allemande et anglaise et une partie de l'Afrique portugaise.

Je n'ai rien de particulier à dire de la première région, si ce n'est qu'une notable partie de son étendue est couverte par la grande forêt équatoriale, généralement pauvre au point de vue faunique. La deuxième est maintenant connue, grâce aux explo-

rations françaises de F. Foureau-Lamy, A. Chevalier, Courtet, Decorse et Martret. A son extrême ouest se trouve le Tchad. Ce lac, situé à 260 mètres au-dessus du niveau de la mer, occupe le fond d'une vaste cuvette. Il affecte sensiblement la forme d'un triangle rectangle dont les côtés droits seraient formés par ses rives méridionale et occidentale. D'une surface d'environ 20.000 kilomètres carrés, sa longueur atteint près de 200 kilomètres et sa largeur maximum 180. La partie la plus profonde du Tchad est la poche du Bornou, le *N'Ki Boul* des indigènes (eaux blanches et libres). La partie orientale est, par contre, fort peu profonde, parsemée d'îles dont le nombre dépasse trois cents et qui s'étendent, le long des rives du Kanem, à une distance de la côte variant entre trois et cinq kilomètres. Beaucoup de ces îles sont boisées et servent d'asile à une faune assez riche (1). Les eaux du lac, généralement douces, prennent en mai et juin une saveur légèrement salée. Enfin le Tchad qui, au dire des voyageurs, est en voie rapide de dessèchement, n'a que des rives basses et marécageuses. Son principal tributaire est le Chari, grosse rivière fort large et d'environ deux mètres de profondeur moyenne. Le Chari traverse « d'immenses savanes plates, couvertes de brousse par places et en bouquets épars ». (FOUREAU, 1905, I, p. 210.)

La troisième région, beaucoup plus élevée, généralement montagneuse, est surtout intéressante par la présence de nombreux lacs, souvent très étendus, qui occupent, du sud au nord et à des altitudes différentes, le fond d'une immense faille. Le premier de ces lacs est le Nyassa, qui communique avec le Zambèze par la rivière Shiré. Long de plus de 600 kilomètres, large de 24 à 100 kilomètres, sa surface atteint 30.000 kilomètres carrés et sa profondeur, en certains points, dépasse 200 mètres. Il est situé à 480 mètres au-dessus du niveau de la mer et sa côte orientale est bordée par les monts Livingstone. Ses eaux sont très pures, d'une limpidité parfaite, puisqu'elles ne laissent aucune trace de sédiments dans les chaudières. A environ 350 kilo-

(1) Les grands Limicolaires y sont, notamment, fort abondants.

mètres au nord-ouest s'étend le lac Tanganika situé, entre les 3° et 9° de latitude sud, à une altitude de 830 mètres au-dessus du niveau de la mer. D'une superficie de 39.000 kilomètres carrés, sa longueur maximum est de 600 kilomètres et sa largeur varie entre 50 et 90 kilomètres. La profondeur du Tanganika est considérable ; ses rives sont fort accidentées et, sur toute la moitié sud notamment, les montagnes tombent à pic dans l'eau, ne laissant que, de loin en loin, quelques petits intervalles occupés par des plages. Son principal affluent est le Loukouga, qui le met en communication avec le Loualaba, c'est-à-dire avec le bassin du Congo. Ses eaux sont fort agitées et, dit le voyageur français Victor Giraud (1885, p. 27), comparables, à ce point de vue, à celles de l'Océan. Bien que potables au dire des habitants, elles sont souvent « troublées et dénaturées par de forts dégagements gazeux chargés de matières minérales, dégagements provenant du fond de l'immense faille à laquelle est due cette mer intérieure ». (Bourguignat, 1888, p. 79.) Encore plus au nord, et souvent réunis entre eux par des rivières plus ou moins importantes, se rencontrent les lacs Kivu, Albert-Edouard-Nyanza et Albert-Nyanza, à l'est desquels s'étend le vaste lac Oukerewé ou Victoria-Nyanza, qui n'a pas moins de 66.500 kilomètres carrés. Ses côtes possèdent, d'après Stanley, un développement total de plus de 1.800 kilomètres. Placé sous l'équateur, à une altitude de 1.100 mètres, il communique, au nord, avec le lac Albert-Nyanza, directement rattaché au bassin du Nil.

Enfin, beaucoup plus au nord, (vers le 5° de latitude nord) existe toute une série de lacs sans écoulements constituant autant de bassins fermés. Les uns, comme le Basso-Narok (lac Noir) ou Rodolphe, le Baringo et le Naïwacha, renferment de l'eau douce ; les autres, tels que le Basso-Ebor (lac Blanc), le Nakoura-Sekelaï, le Maou et le Mangara, ont des eaux salées. Le territoire de ces lacs est bordé d'une chaîne de montagnes qui l'isole du bassin du Nil ; une autre chaîne, dominée par le Kenia et le Kilima-N'djaro sépare, de l'Océan Indien, le bassin des lacs fermés de l'Afrique orientale.

III

Nous pouvons essayer maintenant de caractériser la faune malacologique des régions équatoriales de l'Afrique. Les matériaux jusqu'ici recueillis dans les territoires du Chari-Tchad sont beaucoup moins importants que ceux de l'Afrique orientale ou du bassin du Congo. Ils sont cependant suffisants pour établir, entre ces diverses contrées, d'intéressantes comparaisons.

Les espèces de la famille des *Urocyclidæ* se rencontrent dans toute l'Afrique équatoriale. Il en est de même des Helicarion et des Vitrines, mais leur rareté semble d'autant plus grande que l'on s'éloigne davantage des côtes. C'est ainsi que M. A Chevalier n'a rapporté, de sa dernière mission, qu'un seul échantillon de Vitrine d'ailleurs en trop mauvais état de conservation pour être déterminé spécifiquement.

Les *Thapsia* habitent depuis les côtes du Sénégal et de la Guinée, jusqu'au Mozambique, au Choa et en Abyssinie. Surtout répandues dans les régions côtières, elles se trouvent aussi dans les pays de l'intérieur où elles vivent au voisinage des rivières, sous les amas de feuilles mortes, au pied des arbres et, de préférence, dans les endroits montagneux (1). On en connaît actuellement un grand nombre d'espèces toutes très voisines les unes des autres (2).

Le genre *Sitala* H. Adams n'a, jusqu'ici, aucun représentant dans les territoires qui nous occupent. Par contre, on a signalé, dans les régions boisées et humides du N'gourou, (au nord de l'Ousaghara) (BOURGUIGNAT, **1889**, p. 14), et dans la grande

(1) C'est ainsi que le D[r] E.-A. SMITH (**1899**, p. 583) a signalé un assez grand nombre d'espèces de *Thapsia* (*Thapsia mixta* Smith, *Th. masukuensis* Smith, *Th. simulata* Smith, *Th. nyikana* Smith, *Th. decepta* Smith) vivant sur les plateaux de Nyika, de Zomba, de Chiradzulu et de Malosa, situés au Nord du lac Nyassa, et qui atteignent une altitude variant entre 5.000 et 7.000 pieds (1.520 et 2.130 mètres).

(2) M. le D[r] Decorse a recueilli, aux environs de Krebedjé, une très belle espèce de *Thapsia*, remarquable par sa spire planorbique et sa grande taille. Je la décrirai prochainement sous le nom de *Thapsia Lamyi*.

forêt équatoriale (Dupuis et Putzeys, **1901**, pl. III), quelques rares espèces appartenant au genre *Moaria*, créé par Chaper (**1885**) pour des coquilles du Gabon.

Les *Trochonanina*, dont l'étude descriptive est entièrement à reprendre peuvent, au point de vue géographique, se répartir en deux séries. La première, de beaucoup plus nombreuse, comprend les espèces à test mince et fragile qui, comme les *Trochonanina mozambicensis* Mousson, *Troch. ibuensis* Martens, *Troch. percarinata* Martens, etc., vivent dans les régions côtières. La seconde est constituée par des espèces (*Trochonanina mesogae* Martens, *Troch. permanens* Smith, etc.) au test épais, beaucoup plus solide, ne se rencontrant qu'à l'intérieur du continent. J'ai également signalé (Germain, **1907**), dans le bassin du Chari, la présence du *Trochonanina Adansoniæ* Morelet, espèce qui n'était connue que du Gabon, où elle vit sur les troncs de Baobab (Morelet, **1858**, p. 13). Une forme très voisine, le *Trochonanina percostulata* Dupuis et Putzeys, habite également la grande forêt équatoriale, dans le bassin du Congo (Dupuis et Putzeys, **1901**, p. LIV).

Les *Ledoulxia* Bourguignat sont des coquilles à test solide et opaque qui pénètrent beaucoup moins avant dans les terres que les Trochonanines. Il en est de même des *Bloyetia* Bourguignat, grosses espèces globuleuses aux habitudes nocturnes (1) qui paraissent cantonnées dans les contrées arides du Somal, où elles représentent les *Leucochroa* des régions méditerranéennes. On n'en connaît pas de l'intérieur.

Les *Enneidæ* se rencontrent partout : les genres *Streptaxis* Gray, *Marconia* Bourguignat, *Ptycotrema* Mörch, *Edentulina* Pfeiffer, etc., et surtout *Ennea* Pfeiffer, fournissent de riches suites d'espèces, aussi bien dans l'Afrique orientale que dans le bassin du Congo et la région des lacs. La pauvreté du territoire du Chari — où je n'ai signalé que le seul *Ennea Gravieri*

(1) Par ses caractères anatomiques, le genre *Bloyetia* se rapproche des *Hyalinia* d'Europe : la mâchoire et le ruban lingual ont sensiblement les mêmes dispositions; l'appareil génital diffère surtout par la présence d'un long flagellum filiforme.

Germain — me semble plus apparente que réelle et due à la difficulté de se procurer ces animaux, tous de très petite taille, qui doivent vivre en colonies plus ou moins populeuses le long des rives boisées de l'Oubangui et du Gribingui. Les genres *Stenogyra* Shuttleworth, *Subulina* Beck, *Opeas*, etc., n'offrent rien de particulier quant à leurs distributions, les mêmes espèces habitant partout et certaines, comme le *Subulina octona* Chemnitz, ayant tendance à devenir complètement cosmopolites (1).

Les *Cyclostomidæ* sont, en Afrique, des coquilles surtout littorales. Le bassin du Congo et le Nyassaland en nourrissent quelques rares représentants (*Cyclophorus rugosus* Putzeys, *Cyclophorus intermedius* Martens, *Pomatias nyassanus* Smith, etc.). On n'en connaît pas des régions du Tchad et du Chari.

Mais c'est avant tout la famille des *Achatinidæ* qui imprime, aussi bien par la taille que par le nombre et, fort souvent, par l'abondance des espèces, le caractère particulier à la faune des contrées que nous étudions. Les Achatines décrites par les auteurs sont fort nombreuses et, ainsi que l'a déjà remarqué SMITH (**1899**, p. 579), chaque district semble produire une race spéciale, modification plus ou moins importante de quelque type voisin bien connu. Communes au Gabon, au Sénégal, dans la région des grands lacs, le Nyassaland, etc., les Achatines sont encore répandues en certains points du bassin du Congo où pullulent les petites espèces comme l'*Achatina sylvatica* Dup. et Putzeys. Elles sont beaucoup plus rares dans les territoires du Tchad et du Chari, où elles sont partiellement remplacées par les Limicolaires.

Les *Serpæa* Bourguignat (=*Ganomidos* d'Ailly) sont des Achatines à test mince qui se cantonnent principalement autour des grands lacs et, notamment, du Tanganika. On en connaît aussi dans le Cameroon (D'AILLY) et la grande forêt équatoriale (DUPUIS et PUTZEYS) où ils vivent, en compagnie des *Peridie-*

(1) J'ai reçu dernièrement une grande espèce du genre *Homorus* recueillie, par M. le Dr Decorse, aux environs de Krébedjé (territoire du Chari). Je la décrirai prochainement, dans le *Bulletin du Museum*, sous le nom d'*Homorus Courteti*.

ropsis, sur les végétaux croissant au bord des rivières. Les *Burtoa* Bourguignat (=*Livinhacia* Crosse) pénètrent moins à l'intérieur du continent. Cependant, le *Burtoa Dupuisi* Putzeys habite le bassin du Congo, et le capitaine Duperthuis a recueilli dans le Kanem, près du lac Tchad, le *Burtoa nilotica* Pfeiffer d'Abyssinie.

Enfin les Limicolaires sont partout très abondantes, sauf dans le bassin du Congo où elles sont, en grande partie, remplacées par les *Peridieropsis*. Les espèces actuellement connues sont tellement nombreuses et si voisines les unes des autres qu'il est à peu près impossible de s'y reconnaître. Aussi est-il à souhaiter que l'on revise sérieusement le groupe entier, en excluant les formes insuffisamment définies. Les espèces du Haut-Nil se retrouvent d'ailleurs aussi bien dans le Kanem, les îles du Tchad et le territoire du Chari que dans la région des grands lacs. Elles sont partout remarquables par leur très grand polymorphisme.

En résumé, la faune terrestre des trois contrées que nous étudions est remarquablement homogène. Elle peut se caractériser rapidement par les particularités suivantes :

a) Abondance des espèces appartenant à la famille des *Enneidæ*.

b) Les *Thapsia* et les *Trochonanina*, signalées partout, ne sont nulle part très communes ; elles sont plus répandues dans les régions côtières du Mozambique que partout ailleurs. Quant aux *Ledoulxia* et surtout aux *Bloyetia*, ils semblent spéciaux aux contrées somaliennes.

c) Les *Cyclostomidæ* sont très rares dans les régions équatoriales intérieures.

d) On n'a, jusqu'ici, signalé aucun représentant de la famille des *Bulimidæ* dans les territoires du Chari-Tchad. Il existe cependant des espèces du genre *Rachis* dans le Nyassaland et le pays des Masaï.

e) Abondance des *Achatinidæ*. Les Achatines, très communes dans les régions des grands lacs et du Congo, sont rares dans les contrées du Chari-Tchad. Les Limicolaires, très abondantes

autour des grands lacs et dans les territoires du Chari-Tchad, sont en majeure partie remplacées, dans le bassin du Congo, par les *Peridieropsis*.

f) Enfin les Mollusques nus de la famille des *Limacidæ* sont très rares (genre *Phaneroporus* Simroth). Par contre, les *Urocyclidæ* fournissent des séries assez nombreuses (genres *Urocyclus* Gray, *Atoxon* Simroth, *Trichotoxon* Simroth, *Bukobia* Simroth, *Leptichinus* Simroth), ainsi que les *Veronicellidæ* (= *Vaginulidæ auct.*).

IV

§ 1

La faune fluviatile des régions équatoriales de l'Afrique est, surtout au point de vue de l'abondance des espèces, plus riche que la faune terrestre. Elle est aussi plus homogène : la plupart des genres se rencontrent dans les trois régions définies précédemment.

Les Physes, les Limnées, les Planorbes sont partout communs ou très communs. Dans le dernier de ces genres, on remarque une très curieuse analogie entre les Planorbes africains de la série du *Pl. sudanicus* Mart. (1) et les Planorbes américains de la série du *Pl. guadalupensis* Sow. Il existe également une grande similitude de caractères entre le *Planorbis choanomphalus* Mart. du lac Oukerewé et le Pl. *andecolus* d'Orb. de l'Amérique du Sud. Le nom seul de l'espèce africaine souligne, en outre, les rapports de forme qu'elle possède avec les *Choanomphalus* du lac Baïkal.

Les *Bythinia*, les *Cleopatra*, les *Ampullaria* et les *Lanistes* n'offrent rien de particulier, les mêmes espèces vivant partout en plus ou moins grande abondance. Il en est de même des

(1) Les Planorbes du groupe *sudanicus* jusqu'ici connus sont les suivants : *Planorbis sudanicus* Martens, *Pl. Boissyi* Potiez et Michaud ; *Pl. tetragonostoma* Germain, *Pl. tanganikanus* Bourguignat, *Pl. Bozasi* de Rochebrune et Germain, *Pl. Ruppelli* Dunker et *Pl. Herbini* Bourguignat. Ils sont tous très voisins les uns des autres et il est probable qu'il faudra, lorsqu'on sera en possession de matériaux suffisants, réduire considérablement leur nombre. Il convient également de faire rentrer dans la même série les *Pl. Lavigeriei* Bourguignat, *Pl. adowensis* Bourguignat et *Pl. Bridouxi*, ainsi que je l'ai montré dans une note antérieure (Germain (Louis). — Sur quelques Mollusques terrestres et fluviatiles rapportés par M. Ch. Gravier du désert Somali ; in : *Bulletin Museum hist. nat. Paris* ; 1904, n° 6, pp. 347 et suiv.).

Vivipares qui, aussi bien dans le Tchad, le Chari, le Congo ou les grands lacs, dérivent toutes du type *Vivipara unicolor* Oliv. si commun dans le bassin du Nil.

Les Mélaniens sont plus cantonnés : dans le Congo et ses tributaires habitent d'assez nombreuses espèces qui lui sont jusqu'ici spéciales. Les lacs Tanganika et Oukéréwé ont chacun une faune mélanienne particulière ; enfin, dans le Haut-Nil, les bassins du Chari et le lac Tchad, ne vit que le très polymorphe et si cosmopolite *Melania tuberculata* Müll.

Les Lamellibranches sont particulièrement répandus : les *Spatha* surtout, très nombreux en espèces, doivent vivre en colonies fort populeuses dans presque tous les cours d'eau. Ils présentent d'ailleurs une aire de dispersion considérable et c'est avec raison que les anciens auteurs indiquaient à la fois l'Egypte et le Sénégal comme patrie au *Spatha rubens*. Les *Mutela* et les *Mutelina* sont également communs, mais le nombre de leurs espèces est fort restreint. Par contre, les Pliodons du sous-genre *Cameronia* sont principalement répandus dans les lacs (1) et le bassin du Nil, tandis que les Pliodons vrais préfèrent le Congo et le Sénégal. Le curieux genre *Chelidonopsis* Ancey (=*Chelidonura* de Rochebrune) est, jusqu'ici, spécial au Congo ; il est probable qu'il se retrouvera ailleurs et, notamment, dans le Chari. Les *Sphærium*, les *Eupera* et les *Corbicula*, peu variés en espèces, vivent partout en abondance. Enfin les Ætheries, dont il n'existe qu'une seule espèce, sont très rares dans les lacs, mais fort communs en certains points du Sénégal et du Chari, où elles constituent des bancs épais, largement exploités par les indigènes pour la fabrication de la chaux.

§ 2

Un examen comparatif détaillé, que je résumerai dans le tableau suivant, permettra de saisir les analogies qui existent entre les faunes fluviatiles des bassins du Haut-Nil, du Chari et du Congo.

(1) Surtout dans le lac Tanganika et le lac Tchad.

BASSIN DU CHARI	BASSIN DU CONGO	BASSIN DU HAUT-NIL
Limnea undussumæ Mart.	*Limnea undussumæ* Mart	
— *humerosa* Mart.	— *humerosa* Mart.	
	— *africana* Rupp.	*Limnea africana* Ruppell .
Physa Forskahli Ehr.	*Physa Forskahli* Ehr.	*Physa Forskahli* Ehr.
— *Dunkeri* Germ.	— *Dunkeri* Germ.	— *Dunkeri* Germ.
Planorbis sudanicus Mart.	*Planorbis sudanicus* Mart.	*Planorbis sudanicus* Mart.
— *adowensis* Bourgt.		— *adowensis* Bourgt.
— *Bridouxi* Bourgt.		— *Bridouxi* Bourgt.
Vivipara unicolor Oliv.	*Vivipara unicolor* Oliv.	*Vivipara unicolor* Oliv.
Cleopatra bulimoides Oliv.		*Cleopatra bulimoides* Oliv.
— *cyclostomoides* Küster.		— *cyclostomoides* Küster
— *Mweruensis* Smith.	*Cleopatra Mweruensis* Smith.	
	— *Broecki* Putzeys.	
Bythinia Neumanni Martens.	*Bythinia Neumanni* Martens.	
Ampullaria speciosa Phil.	*Ampullaria speciosa* Phil.	*Ampullaria speciosa* Ph.
— *Chevalieri* Germ.		
— *Wernei* Phil.	— *Wernei* Phil.	
	— *leopoldvillensis* Putzeys.	
		— *Kordofana* Parr.
		— *lucida* Parr.
— *ovata* Oliv.	— *ovata* Oliv.	— *ovata* Oliv.
— *gradata* Smith.		
— *Rucheti* Billotte.		
— *chariensis* Germ.		
		Lanistes Bolltenianus Chemnitz.
Lanistes procerus Mart.	*Lanistes procerus* Mart.	
— *ovum* Peters.	— *ovum* Peters.	
— *ellipticus* Mart.	— *ellipticus* Mart.	
— *gribinguiensis* Germ.		
Melania tuberculata Müll.	*Melania tuberculata* Müll.	*Melania tuberculata* Müll.
Unio æquatoria Morelet.	*Unio æquatoria* Morelet.	
— *Chivoti* Germain.		
— *bangoranensis* Germain.		
— *Lacoini* Germain.		
-- *ægyptiaca* de Féruss.	— *ægyptiaca* de Féruss.	*Unio ægyptiaca* de Féruss.
Ætheria elliptica de Lam.	*Ætheria elliptica* de Lam.	*Ætheria elliptica* de Lam.
Spatha rubens Caill.	*Spatha rubens* Caill.	*Spatha rubens* Caill.
— *rub.* var. *rotundata* Mart.	— *rub.* var. *rotundata* Mart.	
— *rub.* var. *Cailliaudi* Mart.		— *rub.* var. *Cailliaudi* M.
— *Chaiziana* Rang.		
— *cryptoradiata* Putzeys.	— *cryptoradiata* Putzeys.	
— *Bourguignati* Ancey.	— *Bourguignati* Ancey.	— *Bourguignati* Ancey.
— *divaricata* Martens.	— *divaricata* Mart.	
		Mutela nilotica.
Mutela angustata Sow.	*Mutela angustata* Sow.	— *angustata* Sow.
— *Chevalieri* Germ.		
Mutelina rostrata Rang.	*Mutelina rostrata* Rang.	
— *complanata* Jouss.		
— *Joubini* Germain.		
	Chelidonopsis arietina Roch.	
Eupera parasitica Parr.	*Eupera parasitica* Parr.	*Eupera parasitica* Parr.



On voit, par le simple examen de ce tableau, que les analogies ne s'arrêtent pas aux genres, mais se poursuivent jusqu'aux espèces. Les Mollusques qui, jusqu'ici, paraissent spéciaux à l'une des trois régions doivent être, en général, considérés comme les espèces représentatives des formes correspondantes du bassin du Nil.

Enfin, un certain nombre d'espèces du bassin du Chari se retrouvent, soit au Gabon, soit surtout au Sénégal. Telles sont : *Physa* (*Pyrgophysa*) *Dunkeri* Germain (=*Physa scalaris* Dunker). *Vivipara unicolor* Oliv. ; *Melania tuberculata* Mull. ; *Ætheria elliptica* de Lamarck ; *Spatha rubens* Cailliaud, et ses nombreuses variétés, *Sp. Chaiziana* Rang, *Sp. Tawai* Rang, *Sp. Pfeifferi* Bernardi ; *Mutelina rostrata* Rang, *Mutelina complanata* Jousseaume, etc.

§ 3

La faune fluviatile des grands lacs (Nyassa, Tanganika, Victoria-Nyanza, Albert-Nyanza, Rodolphe, Tchad) présente la même homogénéité. Il faut pourtant faire une exception pour le Tanganika, dont une partie de la population malacologique est spéciale. Les premiers auteurs qui se sont occupés de la question (1) ont en effet remarqué, à côté de Mollusques fluviatiles normaux par leurs caractères, toute une série d'espèces présentant un aspect marin parfois remarquablement accentué. Ces espèces, dites *thalassoïdes* par BOURGUIGNAT (**1885***a*, p. 9), ont été réunies par MOORE (**1898***a*, p, 166), sous le nom d' « *halolimnic group* ». On possède maintenant des données assez étendues sur leur anatomie et leurs affinités. Aussi leur classification peut-elle être résumée de la manière suivante :

Le genre *Spekia* Bourguignat, appartient à la famille des *Naticidæ* ;

Le genre *Tanganikia* Crosse, à celle des *Planaxidæ* ;

(1) WOODWARD (**1859**, p. 349) avait déjà remarqué l'aspect marin des *Paramelania nassa* et *Spekia zonata*.

Les genres *Paramelania* Smith, *Lavigeria* Bourguignat (=*Nassopsis* Smith) et *Bythoceras* Moore, rentrent dans la famille des *Purpurinidæ ;*

Le genre *Chytra* Moore est le seul représentant d'eau douce, actuellement connu, de la famille des *Xenophoridæ ;*

Enfin les genres *Tiphobia* Smith (=*Hylacantha* Ancey), *Bathanalia* Moore et *Limnotrochus* Smith, constituant la nouvelle famille des *Tiphobiidæ* de Moore (**1898**, p. 307).

C'est cette classification (1) que j'ai suivie dans mon étude sur les Mollusques du lac Tanganika recueillis par le regretté voyageur français Ed. Foa (Germain, **1907**).

Le facies marin des Mollusques, ou mieux des Prosobranches fluviatiles, du lac Tanganika, fit naître, surtout en Angleterre et en Allemagne, des hypothèses assez nombreuses. On pouvait tout d'abord considérer le groupe halolimnique comme provenant d'une modification, due au milieu de la faune lacustre ordinaire. Il était également possible de voir, dans les Mollusques thalassoïdes, les représentants d'une ancienne faune lacustre en voie de disparition. Cette opinion, soutenue par Taush (**1884**) en Europe et par White (**1882**) en Amérique, repose principalement sur la ressemblance des *Paramelania* du Tanganika et des *Pyrgulifera* des couches lacustres du supra crétacé. Elle ne saurait soutenir l'examen puisqu'il existe, sur les bords des lacs Nyassa et Tanganika, d'anciens dépôts lacustres fossilifères dans lesquels on trouve abondamment les espèces fluviatiles actuelles à l'exclusion de toute forme du groupe halolimnique (Moore, **1898*a***, p. 174).

On a enfin supposé que le lac Tanganika, autrefois réuni à l'Océan Indien, s'en était séparé à une époque relativement récente. Il se peupla peu à peu d'animaux d'eau douce, à mesure que la salure de ses eaux diminuait, mais garda une partie de

(1) Je n'ai pas tenu compte ici des genres *Syrnolopsis* Smith et *Giraudia* Bourguignat pour lesquels Bourguignat (**1890**, p. 139 et p. 147) a créé les familles des *Syrnolopsidæ* et des *Giraudidæ*. On ne saurait rien préjuger de la position systématique de ces genres puisqu'on ne possède aucune notion sur leur anatomie.

son ancienne faune marine aujourd'hui représentée par le groupe halolimnique. Cette théorie fut surtout soutenue par MOORE (**1899**). Cet auteur, se fondant à la fois sur les documents géologiques qu'il recueillit au cours de son expédition de 1899 et sur l'analogie des Prosobranches du Tanganika avec certains fossiles marins, fit remonter l'origine de la faune halolimnique à la période jurassique. Cette hypothèse prend une nouvelle force par suite de la coexistence, avec les Gastéropodes thalassoïdes, d'une Méduse d'eau douce (*Limnocnida tanganicæ* Böhm. et d'un Bryozoaire gymnolème auquel MOORE (**1903**, p. 295) a donné le nom de *Arachnoidia Rey Lankesteri* pour rappeler ses affinités avec le genre marin *Arachnidium*. Il est, en effet, impossible de faire dériver de tels animaux d'une faune purement lacustre. Mais, contrairement à l'opinion de MOORE, le Tanganika n'est pas le seul lac qui ait donné lieu à des découvertes de ce genre. CH. GRAVIER (**1903**, p. 347) a fait connaître l'existence du *Limnocnida tanganicæ* dans le lac Victoria-Nyanza, où il a été recueilli, sur la côte orientale, par le voyageur français Alluaud. J. KENNEL (**1890**, p. 282) a décrit une autre Méduse d'eau douce, l'*Halmonises lacustris*, qui habite les rivières de la Trinité. Le lac Baïkal est habité par quelques animaux marins. On observe enfin, chez certains Polychètes, une adaptation complète à la vie fluviatile. C'est ainsi que A. GIARD (**1893**, p. 473) a décrit un Sabellide (*Caobangia Billeti*) vivant sur la coquille d'une Mélanie commune dans les rivières du Tonkin. Tels sont encore les Polychètes d'eau douce découverts à la Guyane française par GEAY et si bien étudiés par CH. GRAVIER (**1901**, **1905**).

Si la Méduse des grands lacs et le Bryozoaire du Tanganika sont incontestablement des animaux d'origine marine, les Mollusques semblent, à ce point de vue, bien différents. MOORE (**1898**, p. 306-307) rapproche, de la manière suivante, les Prosobranches du Tanganika d'un certain nombre de fossiles du Jurassique marin :

LAC TANGANIKA	JURASSIQUE MARIN
Paramelania Damoni	*Purpurina bellona*
Nassopsis nassa (1)	*Purpurina inflata*
Bathanalia Howesi	*Amberleya sp*
Limnotrochus Thomsoni	*Littorina sulcata*
Chytra Kirki	*Onustus sp*
Spekia zonata	*Neridomus sp*
Melania admirabilis	*Cerithium subscalariforme*
Tiphobia sp	*Purpuroidea sp*

Remarquons tout d'abord, avec SMITH (**1904**, p. 79), que ces analogies sont beaucoup plus apparentes que réelles. Ces coquilles ont bien, si l'on veut, un « air de famille », mais elles diffèrent toutes par des caractères faciles à apprécier. C'est ainsi, par exemple, que le *Bathanalia Howesi* est ombiliqué, tandis que les *Amberleya* sont imperforés ; que les Chytra et les *Onustus* diffèrent non seulement par leur sculpture, mais encore par les caractères de leur opercule, etc. Il est donc fort exagéré de dire, avec MOORE (**1903**, p. 349), que les Prosobranches thalassoïdes du Tanganika sont « pratically indistinguishable » des fossiles jurassiques correspondants.

On connaît d'autre part, en dehors du Tanganika, de très nombreux Mollusques à facies marin. Tous les Mélaniens sont très voisins des Cérithidées non seulement par leur coquille, mais encore, ainsi que l'a montré BOUVIER (**1887**, p. 362, p. 386, p. 487, etc.) par leur organisation. Le *Tiphobia Horei* Smith du lac Tanganika n'a pas un aspect marin plus accentué que le *Pleurocera* (*Io*) *spinosa* Lea de l'Amérique du Nord. Les *Lacunopsis* du Cambodge ont un facies qui se rapproche beaucoup de celui des *Spekia*. La famille des Littorinidées elle-même renferme actuellement deux représentants d'eau douce : les *Cremnoconchus* Blanford (=Cremnobates Blanford) qui vivent sur les rochers mouillés par les eaux douces de la chaîne des Gathes (Inde) et les *Pseudogibbula* décrits par DAUTZENBERG (**1890**,

(1) Cette coquille n'est pas le *Paramelania nassa* de WOODWARD (**1859**, p. 349, pl. XLVII fig. 4) (*Melania nassa*) mais bien le *Lavigeria coronata* de BOURGUIGNAT (**1890**, p. 180, pl. XIII, fig. 13-14).

p. 570, pl. I, fig. 2-6). Ces derniers Mollusques qui, par leur forme générale, ressemblent d'une manière surprenante au *Gibbula tumida* Montagu des mers d'Europe, vivent en grand nombre sur les rochers de gneiss amphibolique qui encombrent le cours du Congo aux environs de Vivi.

Comme MOORE le fait lui-même remarquer, si une espèce unique de Mollusque du Tanganika présentait des caractères thalassoïques, le fait n'aurait que la valeur d'une coïncidence curieuse. Ce qui est réellement intéressant, c'est la réunion, en un seul point, d'un aussi grand nombre de Gastéropodes à facies marin. Cependant, ce cas lui-même n'est pas aussi isolé qu'on a bien voulu le croire. Certaines contrées de l'Amérique du Nord, où les *Pleurocera* sont si nombreux qu'ils recouvrent presque complètement le lit des rivières, présentent également ce caractère. Le lac Nyassa nourrit toute une faune mélanienne dont l'aspect thalassoïque a été mis en relief par BOURGUIGNAT (**1889*a***). Une grande partie du sud de l'Asie orientale (Inde, mais surtout Annam et Cochinchine), possède, avec ses *Lacunopsis*, ses *Jullienia*, ses *Pachydrobia* et ses Paludines ornées toute une faune malacologique dont le facies marin est indéniable. Mais tous ces faits s'expliquent d'eux-mêmes lorsqu'on examine avec attention les milieux où vivent ces Mollusques spéciaux. Il ne saurait en être autrement en Afrique. Le Tanganika est un des plus grands lacs de la terre, en tout comparable à la mer : ses rivages présentent de hautes falaises alternant avec des plages plus ou moins étendues ; ses eaux, fort agitées, rendent la navigation parfois dangereuse surtout à l'époque où « les brises du sud, qui soufflent pendant six mois de l'année, prennent le lac d'enfilade et y soulèvent des lames que je comparerai volontiers à celles de l'Océan ». (GIRAUD, **1885**, p. 27.) Il est, dès lors, tout naturel que les Mollusques se soient adaptés et que, par un phénomène de convergence remarquable, ils aient pris les caractères des Mollusques marins qui vivent dans un milieu analogue. J'ajouterai, pour rendre l'analogie plus frappante, que tous les Gastéropodes du groupe halo-

limnique vivent à une profondeur considérable, certains même, comme les *Tiphobia* et les *Bathanalia* ne se rencontrent qu'entre 250 et 400 mètres (1), et qu'ils sont surtout localisés, d'après le témoignage des voyageurs (PELSENEER, 1886, p. 115) dans les endroits où les eaux sont le plus agitées.

En ce qui concerne les Mollusques, je crois donc qu'il faut abandonner la théorie de MOORE. Bien entendu, comme tous les animaux, les Prosobranches thalassoïdes du Tanganika dérivent de faunes primitives marines, mais seulement au même titre que les autres Gastéropodes fluviatiles, c'est-à-dire que leurs ancêtres se sont détachés d'une souche marine bien avant la formation des espèces vivant maintenant dans le lac. Quant à leur aspect marin actuel, il provient uniquement d'une adaptation que les conditions de milieu expliquent suffisamment.

§ 4

Les Mollusques des grands lacs africains ne diffèrent pas sensiblement de ceux qui habitent soit le Congo, le Chari et le Haut-Nil, soit les tributaires de ces fleuves. On ne peut que signaler quelques particularités intéressantes.

Certains groupes d'*Unionidæ*, surtout répandus dans les lacs Victoria-Nyanza et Tanganika, présentent un facies particulier dû à la sculpture très développée de leur test. C'est pour l'un de ces groupes que BOURGUIGNAT (1885, p. 1) a créé le genre *Grandidieria* que l'on ne saurait considérer comme distinct du genre *Unio*. Plus abondants dans le Tanganika que partout ailleurs, ces Grandidieries se retrouvent aussi bien dans le Tchad (2) que dans le Rodolphe (3).

(1) Je donne ces indications d'après MOORE (1898 *a*, p. 170). Il est également intéressant de remarquer que, parmi les Mollusques non thalassoïdes, ce sont les *Mélaniens* qui vivent aux plus grandes profondeurs. On les rencontre jusqu'à 100 mètres, toujours d'après MOORE (1898 *a*, p. 170, graphique).

(2) MARTENS (1903, p. 5) a décrit l'*Unio* (*Grandidieria*) *tsadianus* qui est la seule espèce de ce groupe actuellement connue dans le lac Tchad.

(3) NEUVILLE (H.) et ANTHONY (R.) (1906, p. 408), ont signalé deux espèces de ce groupe dans le lac Rodolphe, les : *Unio* (*Grandidieria*) *Rothschildi* Neuv. et Anth. et *U.* (*Grand.*) *Chefneuxi* Neuv. et Anth.

Le Victoria-Nyanza est remarquable, en dehors de sa faune mélanienne, par la petite taille des Mollusques qui y vivent. Presque toutes les espèces y constituent des variétés *minor* et les Acéphales eux-mêmes n'y atteignent que de faibles dimensions. Ce fait tient uniquement à la grande crudité des eaux du lac, presque dépourvues de calcaire.

Le lac Tchad est habité par des colonies extrêmement populeuses de Physes, de Planorbes de Planorbules et de Vivipares. Les Acéphales y atteignent parfois de très grandes dimensions et si les *Unionidæ* sont peu nombreux, si les *Spatha* semblent absents, on y trouve, comme dans le lac Tanganika, des Pliodons appartenant au sous-genre *Cameronia*. (*Pliodon* (*Cameronia*) *Hardeleti* Germain ; *Pl.* (*Cam.*) *tchadiensis* Germain). Bien qu'on ne connaisse encore que très peu d'exemplaires de ces derniers Lamellibranches, ils doivent être communs dans le Tchad, puisque les indigènes les ont baptisés du nom de *Cofoui* (DESTENAVE, **1903**, p. 726).

Les tableaux ci-après résument, en les précisant, les analogies et les différences qui existent entre les faunes des six principaux lacs. En outre, par comparaison avec ceux donnés précédemment, ils montrent que toute l'Afrique équatoriale appartient, en ce qui concerne la population fluviatile, à la même province malacologique.

LAC NYASSA (1)	LAC TANGANIKA (2)	LAC ALBERT-NYANZA (3)
Limnea natalensis Krauss.	*Limnea natalensis* Krauss.	
	— *africana* Ruppell.	
	— *Alexandrina* Bourgt.	
	— *Debaizei* Bourgt.	
	— *Jouberti* Bourgt.	
	— *Laurenti* Bourgt.	
Planorbis sp. indet.	*Planorbis sudanicus* Martens.	*Planorbis adowensis* Bourgt.
	— *adowensis* Bourgt.	— *apertus* Martens.
	— *Bridouxi* Bourgt.	
	— *Foai* Germain.	
	— *choanomphalus* Mart.	
	Planorbula tanganikana Bourgt.	
	Segmentina Chevalieri Germain.	
Physa nyassana Smith.	*Physa Coulboisi* Bourgt.	
— *succinoides* Smith.	— *Randabeli* Bourgt.	
Physopsis africana Krauss.	*Physopsis tanganikana* Mart.	
Ancylus sp. ind.		
Vivipara unicolor Olivier.	*Vivipara unicolor* Olivier.	*Vivipara rubicunda* Martens.
— *capillata* Frauenfeld.	— *costulata* Mart.	
— *Robertsoni* Frauenfeld.	— *Foai* Germain.	
	— *Bridouxi* Bourgt.	
	— *Brincatiana* Bourgt.	
Bythinia Stanleyi Smith.	*Bythinia multisulcata* Bourgt.	*Bythinia Alberti* Smith.
— *Nyassana* Bourgt.		— *Walleri* Smith.
— *humerosa* Mart.		
	Cleopatra Guillemeti Bourgt.	*Cleopatra Pirothi* Jickeli.
	— *trisulcata* Germain.	
Ampullaria gradata Smith.	*Ampullaria gradata* Smith.	*Ampullaria Stuhlmanni* Mart.
	— *ovata* Oliv.	
	— *Bridouxi* Bourgt.	
Lanistes purpureus Jonas.	*Lanistes sinistrorsus* Lea.	
— *affinis* Smith.	— *ellipticus* Pfeiff.	
— *solidus* Smith.	— *Jouberti* Bourgt.	
— *nyassanus* Dohrn.		
— *ovum* Peters.		

(1) Smith (E.-A.) (**1877**) ; — Bourguignat (J.-R.) (**1889** *a*).

(2) Smith (E.-A.) (**1880**, **1881** et **1904**) ; — Bourguignat (J.-R.) [**1885** *a*, **1885** *b*, **1888** et **1890** ; — Moore (J.-E.-S.) (**1903**) ; — Germain (Louis) [**1907** *a*]. On trouvera, dans ce dernier mémoire, une bibliographie complète du sujet.

(3) Smith (E.-A.) (**1888**).

LAC VICTORIA-NYANZA (1)	LAC RODOLPHE (2)	LAC TCHAD (3)
Limnea nyanzæ Martens.		*Limnea africana* Ruppell.
		— *exserta* Martens.
		— *tchadiensis* Germain.
— *Debaizei* Bourgt.		— *Chudeaui* Germain.
Planorbis sudanicus Martens.	*Planorbis abyssinicus* Jickeli.	*Planorbis sudanicus* Martens.
— *choanomphalus* Mart.		— *tetragonostoma* Germ.
— *victoriæ* Smith.		— *adowensis* Bourgt.
		— *Bridouxi* Bourgt.
		— *Chudeaui* Germain.
		Planorbula tchadiensis Germ.
		Segmentina Chevalieri Germain.
Physa trigona Mart.	*Physa tchadiensis* Germain.	*Physa trigona* Mart.
— *strigosa* Mart.		— *truncata* de Féruss.
— *transversalis* Mart.		— *strigosa* Mart.
— *Forskahli* Ehrenb.		— *tchadiensis* Germain.
		— *Rohlfsi* Clessin.
		— *Randabeli* Bourgt.
		— *Physa Joubini* Germain.
		— *Dautzenbergi* Germain.
Physopsis africana Krauss.		*Physopsis Martensi* Germain.
— *ovoidea* Bourg.		
Ancylus stuhlmanni Martens.		
Vivipara unicolor Olivier.		*Vivipara unicolor* Olivier.
— *abyssinica* Martens.		et *var. Lenfanti* G.
— *rubicunda* Martens.		— *gracilior* Martens.
— *meta* Martens.		
— *cepoides* Smith.		
— *constricta* Martens.		
— *phthinotropis* Martens.		
— *trochlearis* Martens.		
— *pagodella* Martens.		
Bythinia humerosa Martens.	*Bythinia Neumanni* Martens.	*Bythinia Neumanni* Martens.
		— *neothaumæformis* G.
Cleopatra Guillemeti Bourgt.	*Cleopatra bulimoides* Olivier.	*Cleopatra cyclostomoides* Küster.
		et var. *tchadiensis* Germain.
Ampullaria gradata Smith.	*Ampullaria Bridouxi* Bourgt.	*Ampullaria gradata* Smith.
— *ovata* Olivier.		— *Rucheti* Billotte.
— *nyanzæ* Smith.		— *Chariensis* Germ.
— *Gordoni* Smith.		— *speciosa* Philippi.
— *Emini* Martens.		
Lanistes Schweinfurthi Ancey.		*Lanistes Vignoni* Bourgt.

(1) DOHRN (H.) (1864); — MARTENS (E. von) [1879, 1892 et 1898]; — BOURGUIGNAT (J.-R.) [1883]; — SMITH (E.-A.) [1892]; — GERMAIN (LOUIS) [1906].
(2) ANTHONY et NEUVILLE (1906); — NEUVILLE et ANTHONY (1906).
(3) GERMAIN (LOUIS) [1905, 1905 *a*, 1905 *b*, 1906 et 1907]; — MARTENS (E. von) (1903).

LAC NYASSA (1)	LAC TANGANIKA (2)	LAC ALBERT-NYANZA (3)
Melania Simonsi Smith.	*Melania tanganicana* Smith.	*Melania liricincta* Smith.
— *nodicincta* Dohrn.	— *admirabilis* Smith.	
— *pergracilis* Mart.		
— *polymorpha* Smith.		
— *turritispira* Smith (4), etc.		
— *tuberculata* Müll.	— *tuberculata* Müll.	— *tuberculata* Muller.
	Ætheria elliptica de Lamarck.	
Unio nyassanus Lea.	*Unio calathus* Bourgt.	*Unio acuminatus* H. Adams
— *Liederi* Martens	— *Charbonnieri* Bourgt.	— *Bakeri* H. Adams
— *Lechaptoisi* Ancey.	— *Dromauxi* Bourgt.	
— *Kirki* Lea.	— *Bohmi* Martens, etc...	
— *aferulus* Lea.		
— *hypsiprymnus* Martens.		
— *Borelli* Ancey.		
	Unio (*Grandid.*) *Burtoni* Wood.	
	— — *Thomsoni* Smith.	
	— — *tanganicensis* Smith.	
	— — *rostralis* Martens.	
Mutela alata Bourgt.	*Mutela Jouberti* Bourgt.	*Mutela nilotica* de Férus.
	— *Vysseri* Bourgt.	
	— *soleniformis* Bourgt.	
	Pseudopatha tanganikana Smith.	
	— *Livingstonia* Smith.	
	Brazzæa Anceyi Bourgt.	
	Moncetia Anceyi Bourgt	
Spatha nyassaensis Lea.		
— *Kirki* Ancey.		
	Pliodon (*Cameronia*) *Spekei* Woodward (5).	
	Pliodon (*Cameronia*) *Giraudi* Bourgt.	
	Pliodon (*Cameronia*) *Vynckei* Bourgt.	
		Sphærium sp.
Corbicula radiata Parr.	*Corbicula radiata* Parr.	*Corbicula radiata* Parr.
— *astartina* Martens.	— *Foai* Mabille.	

(1, 2, 3). Pour les notes, voir pages précédentes.

(4) Je passe ici sous silence la longue suite des Mélanidées du lac Nyassa, qui, d'ailleurs sont des espèces spéciales à ce lac.

(5) Je n'admets, comme j'espère le montrer bientôt, qu'une seule espèce de *Brazzaea* et une seule espèce de *Moncetia*. Quant aux *Cameronia*, leur nombre, comme celui des *Grandidieria*, doit être considérablement réduit, ainsi que je le montre dans mon mémoire, déjà cité, sur les Mollusques recueillis par M. Foa.

LAC VICTORIA-NYANZA (1)	LAC RODOLPHE (2)	LAC TCHAD (3)
Melania tuberculata Müller.	*Melania tuberculata* Müller.	*Melania tuberculata* Müller.
Ætheria elliptica Lamarck.	*Ætheria elliptica* Lamarck.	
Unio acuminatus Adams.		*Unio Lacoini* Germain.
— *Hauttecœuri* Bourgt.		— *mutelæformis* Germain.
— *Lourdeli* Bourgt.		
— *multicolor* Martens.		
— *Ruellani* Bourgt.		
— *Monceti* Bourgt.		
	Unio (*Grandidieria*) *Rothschildi* Neuv. et Anthony.	*Unio* (*Grandidieria*) *tchadiensis* Martens.
	Unio (*Grandidieria*) *Chefneuxi* Neuv. et Anthony.	
Mutela subdiaphana Bourgt.		*Mutela angustata* Sowerby.
— *Bourguignati* Ancey.		et var. *ponderosa* Germain.
		Mutelina rostrata Rang.
Spatha trapezia Martens.		*Spatha Bourguignati* Ancey.
— *Bourguignati* Ancey.		
		Pliodon (*Cameronia*) *tchadiensis* Germain.
		Pliodon (*Cameronia*) *Hardeleti* Germain, et var. *Molli* Germ.
Sphærium Stuhlmanni Martens.		
— *nyanzæ* Smith.		
Eupera parasitica Parreyss.		*Eupera parasitica* Parreyss.
Corbicula radiata Parreyss.	*Corbicula fluminalis* Müller.	*Corbicula Lacoini* Germain.
	— *pusilla* Phil.	— *tchadiensis* Martens.

(1, 2, 3). Pour les notes, voir pages précédentes

§ 5

Il en est de même en ce qui concerne la faune terrestre. Mais ici, nous ne pouvons établir de comparaisons précises que pour les Achatinidæ. Les représentants de cette famille sont, en effet, les seuls qui aient été recueillis en nombre à la fois dans le bassin du Chari (MM. Chevalier, Decorse, Courtet et Martret) et dans la région du Tchad (MM. Duperthuis, Lacoin) (1).

BASSIN DU CHARI	RÉGION DU TCHAD	RÉGION DES GRANDS LACS ET AFRIQUE ORIENTALE
Limicolaria rectistrigata Smith.	*Limicolaria rectistrigata* Smith.	*Limicolaria rectistrigata* Smith.
	— *connectens* Martens.	— *connectens* Martens.
— *Charbonnieri* Bgt.		— *Charbonnieri* Bgt.
— *turris* Pf.	— *turris* Pf.	— *turris* Pf.
	— *turris* var. *Duperthuisi* Germ.	
— *turriformis* Mart.	— *turriformis* Mart.	— *turriformis* Mart.
	— *turriformis* var. *obesa* Germain.	
Achatina marginata Sw.		*Achatina marginata* Sw.
	Achatina Weynsi Dautz. var. *Duperthuisi* Germain.	
— *Schweinfurthi* Martens	— *Schweinfurthi* Martens var. *Foureaui* Germain.	— *Schweinfurthi* Martens
	Burtoa nilotica Pfeiff.	*Burtoa nilotica* Pfeiff.

(1) J'ai introduit dans les précédents tableaux, les espèces récemment rapportées par M. R. Chudeau, de son voyage au lac Tchad. Cet explorateur est, jusqu'ici, le seul qui ait recueilli des Succinées dans ces régions. Comme toutes ces espèces sont encore inédites, j'en donne ici une très courte description :

Succinea tchadiensis Germain, *nov. sp.* — Coquille ovalaire allongée ; spire composée de 3 tours, les deux premiers très petits, le troisième formant presque toute la coquille ; sutures bien marquées ; ouverture très grande, égalant les 5/6e de la hauteur totale. Test fragile, subpellucide. Haut. : 11 mill. ; diam. : 4 3/4 mill. ; haut. ouv. : 8 mill. ; diam. : 4 mill. Bords du lac Tchad, à N'Guigmi.

Succinea Chudeaui Germain, *nov. sp.* — Spire tordue, composée de 3 ½ tours très convexes séparés par des sutures profondes ; dernier tour un peu globuleux ; ouverture ovale atteignant les 2/3 de la hauteur totale. Test mince, fragile, finement strié. Haut. : 8 ½ mill. ; larg. : 4 ½ mill. ; haut. ouv. ; 5 ½ mill.; larg. ; 3 ½ mill. ; Bords du lac Tchad, à N'Guigmi.

Limnæa Chudeaui Germain, *nov. sp.* — Coquille allongée ; spire composée de 4 tours à croissance très rapide séparés par des sutures bien marquées ; dernier tour énorme, ovalaire allongé, très peu ventru ; ouverture égale aux 3/4 de la hauteur, avec un bord externe suberctiligne. Test assez épais, irrégulièrement strié. Haut. : 12 mill. ; larg. : 6 ½ mill. ; haut. ouv. : 8 ½ mill. ; diam. : 4 mill. Bords du lac Tchad, à Kouloua.

Physa (Isodora) Joubini Germain, *nov. sp.* — Coquille senestre, très ventrue ; sommet comprimé ; spire composée de 4-4 ½ tours, les premiers très petits et assez étagés ; sutures profondes ; dernier tour très grand, très développé en largeur ; ouverture subarrondie. Test un peu solide, irrégulièrement strié. Haut. : 14 mill. ; larg. : 13 mill. ; haut. ouv. : 9 mill. ; larg. : 7 mill. Bords du lac Tchad, à Kouloua.

Planorbis Chudeaui Germain, *nov. sp.* — Coquille très comprimée, presque plane en dessus,

V

Les développements précédents me permettront de conclure brièvement en disant que toute la partie de l'Afrique située entre le Sahara d'une part et le bassin du Zambèze d'autre part, appartient à la même province malacologique. Au point de vue de la faune terrestre, on peut bien noter quelques genres spéciaux à des régions déterminées ; mais le fait n'a rien d'extraordinaire, les Mollusques terrestres étant, beaucoup plus que ceux qui habitent la mer ou les eaux douces, soumis à des influences variant avec la nature du sol, la végétation, le climat, etc. Malgré ces différences, inhérentes à une aussi vaste contrée que celle envisagée dans cette étude, on ne saurait nier que les grandes lignes de la faune terrestre ne soient partout identiques.

Quant à la faune fluviatile, elle présente une homogénéité plus grande encore : partout, aussi bien dans le Tchad, les grands lacs, le Congo ou le Chari vivent les mêmes espèces, en plus ou moins grande abondance suivant les localités. Le Nil lui-même n'a pas de faune spéciale : il est habité par les Mollusques du centre africain qui remontent jusqu'à son embouchure. L'Egypte présente ainsi ce remarquable caractère, de posséder une faune malacologique fluviatile purement africaine et une faune terrestre appartenant au système européen (1).

Ce fait, tout d'abord mis en lumière par BOURGUIGNAT (**1864**, II, p. 304 ; **1866**), a été étudié par JICKELI (**1875**, p. 334-353) dans un intéressant mémoire, aujourd'hui trop oublié.

subconcave en dessous ; spire composée de 4 tours à croissance lente et régulière ; sutures assez profondes ; ouverture oblique, ovalaire arrondie, garnie d'un fort bourrelet blanc ; test peu épais, finement strié. Diam. max. : 4 ½ mill ; épaiss. : 1 mill. Bords du lac Tchad, à N'Guigmi.

(1) Je n'insiste pas ici sur la faune malacologique du Nord de l'Afrique (Maroc, Algérie, Tunisie, Tripolitaine, Egypte). On sait parfaitement aujourd'hui que ces contrées ne sont peuplées que d'espèces européennes. C'est en Abyssinie que se fait la transition, par le mélange d'espèces européennes et d'espèces africaines. On peut donc, au point de vue malacologique, diviser l'Afrique en trois provinces distinctes :

α) La faune du Nord [Maroc, Algérie, Tunisie, Tripolitaine, Egypte (Mollusques terrestres seulement)] qui se rattache au système européen ;

β) La faune équatoriale étudiée dans ce mémoire ;

γ) Enfin la faune de l'Afrique australe s'étendant depuis le Zambèze, et suffisamment distincte des précédentes.



Cette homogénéité de la faune fluviatile n'est pas spéciale aux Mollusques. Les Poissons présentent, à ce point de vue, le même intérêt. Les travaux de M. PELLEGRIN (**1904**, p. 221; **1907**), sur les Poissons du Tchad et du Chari, ceux de M. BOULENGER (**1898**, **1898*a***, **1899**) sur les Poissons des grands lacs, ont montré l'analogie des faunes ichthyologiques des différents bassins fluviaux de l'Afrique équatoriale, où abondent surtout les représentants de la famille des *Cichlidæ*.

De telles conclusions montrent le danger de créer des espèces purement géographiques qui, le plus souvent, finissent par tomber en synonymie, encombrant ainsi inutilement la littérature. Le nombre des espèces à grande distribution géographique est, en effet, de plus en plus grand à mesure que se multiplient les expéditions zoologiques. M. ED. LAMY (**1904**, p. 269), a montré qu'il en est ainsi pour beaucoup d'espèces du genre *Arca*. M. CH. GRAVIER (**1906**, p. 295) a, d'autre part, signalé l'énorme extension géographique d'animaux généralement aussi sédentaires que les Annélides Polychètes dont certaines espèces, comme l'*Owenia fusiformis* Delle Chiaje, se retrouvent à la fois dans le nord de l'Europe, sur les côtes de France et sur celles de Madagascar, du Chili, des Philippines et du Japon. En présence de tels faits, il convient d'étudier avec circonspection la distribution des espèces connues avant de se hasarder à en décrire de nouvelles.

INDEX BIBLIOGRAPHIQUE

1906. ANTHONY (R.) et NEUVILLE (H.). Aperçu sur la faune malacologique des lacs Rodolphe, Stephanie et Marguerite. (*Comptes Rendus Paris*, 2 juillet.)

1898. BOULENGER (G. A.). Report on the collection of fishes made by Mr. J. E. S. Moore in lake Tanganyika during his expedition of 1895 and 1896. (*Transact. zoolog. society*, XV.)

1898a. BOULENGER (G. A.). A revision of the African and Syrian Fishes of the Family *Cichlidæ* (*Proceed. zoolog. soc. London*; p. 132 et suiv.).

1899. BOULENGER (G. A.). A revision of the African and Syrian Fishes of the family *Cichlidæ* (*Proceed. zoolog. soc. London*, p. 98-143, pl. XI-XII).

1864. BOURGUIGNAT (J. R.). Malacologie de l'Algérie, ou histoire naturelle des animaux Mollusques terrestres et fluviatiles recueillis jusqu'à ce jour dans nos possessions du nord de l'Afrique. Paris, 1864, 2 vol. in-4°.

1866. BOURGUIGNAT (J. R.). Recherches sur la distribution géographique des Mollusques terrestres en Algérie et dans les régions circonvoisines. Paris, in-8°, avec 2 cartes.

1883. BOURGUIGNAT (J. R.). Mollusques fluviatiles du Nyanza-Oukerewé (Victoria-Nyanza), suivis d'une note sur les genres *Cameronia* et *Burtonia*. Paris, in-8°, 23 pp., 1 pl.

1885. BOURGUIGNAT (J. R.). Monographie d'un nouveau genre d'Acéphale du lac Tanganika (*Bullet. soc. malacologique France*, II, pp. 1-12, pl. I.).

1885*a*. BOURGUIGNAT (J. R.). Notice prodromique sur les Mollusques terrestres et fluviatiles recueillis par M. Victor Giraud dans la région méridionale du lac Tanganika. Paris, in-8°, 110 pp.

1885*b*. BOURGUIGNAT (J. R.). Espèces nouvelles et genres nouveaux découverts par les R. P. missionnaires dans les grands lacs africains Oukérewé et Tanganika. Paris, in-8 , 39 pp.

1888. BOURGUIGNAT (J. R.). Iconographie malacologique des animaux Mollusques fluviatiles du lac Tanganika ; Corbeil, in-8°, 82 pp. et 35 pl.

1889. BOURGUIGNAT (J. R.). Mollusques de l'Afrique équatoriale, de Moguédouchou à Bagamoyo et de Bagamoyo au lac Tanganika. Paris, in-8°, 229 pp. et 8 pl.

1889*a*. BOURGUIGNAT (J. R.). Mélanidées du lac Nyassa suivies d'un aperçu comparatif sur la faune malacologique de ce lac avec celle du grand lac Tanganika. (*Bullet. soc. malacologique de France* ; VI, pp. 1-66, pl. I-II.)

1890. BOURGUIGNAT (J. R.). Histoire malacologique du lac Tanganika. (*Annales sc. natur. Paris*, X, pp. 1-267, pl. I-XVII.)

1887. BOUVIER (E. L.). Système nerveux, morphologie générale et classification des Gastéropodes prosobranches. (*Annales sc. natur. Paris*, 7e série, III, p. 1-510, pl. I-XIX.)

1885. CHAPER (M.). Description de quelques espèces nouvelles de coquilles vivantes provenant de l'Afrique australe et d'Assinie. (*Bullet. soc. zoologique France*, X, pp. 479-486, pl. XI).

1899. CITERNI (C.). Voir VANNUTELLI (L.).

1890. Dautzenberg (Ph.). Mollusques recueillis au Congo par M. E. Dupont entre l'embouchure du fleuve et le confluent du Kassaï. (*Bullet. mus. hist. natur. Belgique*, XX, pp. 566-579, pl. I-III.)

1903. Destenave (Lieut.-colon.). Le lac Tchad ; deuxième partie : les habitants, la faune, la flore. (*Revue génér. sciences pures et appliquées*, XIV, pp. 717-727 ; 19 fig. dans le texte.)

1864. Dohrn (H.). List of the shells collected by Cap. Speke during his second journey through central Africa. (*Proceed. zoolog. society London*, pp. 116-118.)

1901. Dupuis et Putzeys. Diagnoses de quelques espèces de coquilles provenant de l'Etat indépendant du Congo. (*Annales* (*Bullet. des séances*) *soc. malacologique Belgique*, XXXVI, pp. LI-LVI, 9 fig. dans le texte.)

1904. Foureau (F.). D'Alger au Congo par le Tchad. Paris, in-8°, fig. dans le texte.

1905. Foureau (F.). Documents scientifiques de la mission saharienne (mission Foureau-Lamy). Paris, 2 vol. in-4°, 428 fig. dans le texte, 30 pl., et atlas de 16 cartes in-4°.

1905. Germain (Louis). Note préliminaire sur les Mollusques recueillis par les membres de la mission A. Chevalier, dans la région du Tchad et le bassin du Chari. (*Bullet. Muséum hist. natur. Paris*, pp. 466-471.)

1905. Germain (Louis). Sur les Mollusques recueillis par les membres de la mission F. Foureau-Lamy, dans le centre africain. (*Bullet. Muséum hist. natur. Paris*, pp. 249-253 et pp. 327-331, 3 fig. dans le texte.)

1905*a*. Germain (Louis). Mollusques *in* : Foureau (F.). Documents scientifiques de la mission saharienne, II, pp. 1.031-1.033.

1905*b*. Germain (Louis). Contributions à la faune malacologique de l'Afrique équatoriale. (*Bullet. Muséum hist. natur. Paris*, pp. 483-489.)

1906. Germain (Louis). Contributions à la faune malacologique de l'Afrique équatoriale. (*Bullet. Muséum hist. natur. Paris*, pp. 52-61, pp. 166-174, pp. 296-307, 16 figures dans le texte.)

1907. Germain (Louis). Etude sur les Mollusques de l'Afrique centrale française ; *in* : Chevalier (A.). L'Afrique centrale française. (Sous presse, 2 pl. et figures dans le texte.)

1907*a*. Germain (Louis). Etude sur les Mollusques recueillis par M. E. Foa dans le lac Tanganika et ses environs. Paris, imprimerie nationale, in-4° (sous presse).

1893. GIARD (A.). Sur un type nouveau et aberrant de la famille des Sabellides. (*Comptes rendus soc. biologie*, 9e série, V, p. 473.)

1885. GIRAUD (V.). Voyage aux grands lacs de l'Afrique équatoriale. (*Bulletin de la soc. de géographie de Paris*, nos 7-8.)

1901. GRAVIER (CH.). Sur trois nouveaux Polychètes d'eau douce de la Guyane française et sur les Annélides polychètes d'eau douce. (*Bullet. société hist. natur. Autun*, XIV, pp. 353-372, et pp. 381-388, 26 figures dans le texte.)

1903. GRAVIER (CH.). Sur la Méduse du Victoria-Nyanza et la faune des grands lacs africains. (*Bulletin Muséum hist. natur. Paris* ; pp. 347-352.)

1905. GRAVIER (CH.). Sur les Néréidiens d'eau douce et sur une nouvelle espèce de ce groupe. (*Bullet. soc. philomatique Paris*, 11 figures dans le texte.)

1906. GRAVIER (CH.). Sur l'*Owenia fusiformis*, Delle Chiaje et sa distribution géographique. (*Bullet. Muséum hist. natur. Paris*, pp. 294-296.)

1892. HÖHNEL (L. RITTER von). Zum Rudolph-See und Stephanie-See, Vienne, in-8o, 877 pp., cartes et figures.

1875. JICKELI (C.). Rückblick auf die land und süsswasser-Mollusken Nord-ost Afrika's nebst einigen bemerkung uber die Mollusken faune Afrika's. (*Jahrb. der deutschen malakozoolog. gesellsch.*, II, pp. 334-353).

1890. KENNEL. (J. von). Ueber eine Süsswassermeduse. (*Sitz. ber. natur. ges. Dorpat*, IX, pp. 282-288.)

1904. LAMY (ED.). Liste des Arches recueillies par M. Ch. Gravier à Djibouti. (*Bullet. Muséum hist. natur. Paris*, pp. 269-278.)

1869. MARTENS (E. von). Mollusken *in* : CARL CLAUS. Reisen in Ost-Afrika ; vol. III, pp. 53-66, pp. 148-160, taf. I-III.

1873. MARTENS. (E. von). Zusammenstellung der von Dr. G. Schweinfurth in Afrika gesammelten land süsswasser Conchylien (*Malakozool. Blätter*, XXI, pp. 37-46).

1877. MARTENS (E. von). Note sans titre) sur les Mollusques du Tchad. (*Stiz. ber. der gellessch. naturforsch. freunde Berlin*, pp. 242.)

1878. MARTENS (E. von). Uebersicht der von Herrn J. M. Hildebrandt während seiner letzten mit unterstützung der Akademiein Ostafrika augeführten Reise gesammelten land und süsswasser Conchylien. (*Monatsber. der Kgl. Akad. der Wissensch. Berlin*, pp. 288-298, 2 pl.)

1879. MARTENS (E. von). Recente Conchylien aus dem Victoria-Nyanza. (*Sitz. ber. der gesellsch. naturf. Berlin*, pp. 103-105.)

1892. Martens (E. von). Einige neue Arten von land und süsswasser Mollusken aus Uganda und dem Victoria-Nyanza. (*Sitz. ber. der. gesellsch. naturf. Berlin*, pp. 15-19.)

1898. Martens (E. von). Beschalte Weichthiere Ost-Afrikas. Forme la première partie du tome IV des Deutsch Ost Afrika publiés sous la direction du Prof. Dr. Möbius, V-380 pp., pl. I-VII.

1903. Martens (E. von). Süsswasser conchylien von sudûfer des Tsad-sees. (*Sitz. bericht. der gesellsch. naturf. Berlin*, pp. 5-10.)

1858. Morelet (A.). Séries Conchyliologiques. Livraison I, Côte occidentale d'Afrique. Paris, in-8°, 34 pp., pl. I-III.

1898. Moore (J. E. S.). On the hypothesis that lake Tanganyika represents an old Jurassic sea. (*Quart. Journ. microscop. sciences*, nouv. série, 41, p. 303-321, pl. XXIII.)

1898*a*. Moore (J. E. S.). The Molluscs of the great African Lakes. I. Distribution (*Quart. Journ. microscop. Science*, nouv. série, 41, pp. 159-180.)

1899. Moore. (J. E. S.) On the zoological evidence for the connection of lake Tanganyika with the sea. (*Proceed. royal society London*, LXII, pp. 451-458.)

1903. Moore (J. E. S.). The Tanganyika problem ; an account of the researches undertaken concerning the existence of marine animals in Central Africa. Londres, in-8°, 371 pp., cartes et figures.

1906. Neuville (H.) et Anthony (R.). Liste préliminaire de Mollusques des lacs Rodolphe, Stéphanie et Marguerite. (*Bulletin Muséum hist. natur. Paris*, pp. 408.)

1904. Pellegrin (Dr J.). Cyprinodontidés nouveaux du Congo et de l'Oubanghi. (*Bulletin Muséum hist. natur. Paris*, X, pp. 221-223.)

1907. Pellegrin (Dr. J.). Poissons de la mission Chari-Tchad, *in* : Chevalier (A.), L'Afrique centrale française (sous presse).

1886. Pelseneer (P.). Notice sur les Mollusques recueillis par M. le capitaine E. Storms dans la région du Tanganika. (*Bulletin Musée royal hist. natur. Belgique*, IV, p. 103-128, 3 fig. dans le texte.)

1901. Putzeys. Voir Dupuis.

1877. Smith (E. A.). On the shells of lake Nyassa and on a few marine species from Mozambique. (*Proceed. zoolog. society London*, pp. 712-722, pl. 74-75.)

1880. SMITH (E. A.). On the shells of Tanganyika and of the Neighbourhood of Ujiji, central Africa. (*Proceed. zool. soc. London*, pp. 344-352, pl. XXXI.)

1881. SMITH (E. A.). On a collection of shells from lake Tanganyika and Nyassa and other localites in east Africa. (*Proceed. zoolog. soc. London*, p. 276-300, pl. XXXII-XXXIV.)

1888. SMITH (E. A.). On the shells of the Albert-Nyanza, central Africa. (*Proceed. zoolog. soc. London*, pp. 52-56, 3 fig. dans le texte.)

1892. SMITH (E. A.). On the shells of the Victoria-Nyanza or lake Oukerewé. (*Annals and magaz. natur. history*, 6e série, X, pp. 121-128, pl. XII.)

1899. SMITH (E. A.). On a collection of land shells from British central Afrika. (*Proceed. zool. soc. London*, pp. 579-592, pl. XXXIII-XXXV.)

1904. SMITH (E. A.). The Mollusca of lake Tanganika (*Proceed. malacolog. society London*, VI, part. II, pp. 77-104, 6 fig.)

1884. TAUSH (L.). Ueber einige conchylien aus dem Tanganyika see und deren fossile verwandte. (*Sitz .ber. Kais. Akad. wissensch. Wienn*, pp. 56-70, Taf. I.)

1899. VANNUTELLI (L.) et CITERNI (C.). L'Omo, viaggo d'explorazionne nell' Africa orientale. Milan, in-8°, 650 pp., cartes et figures dans le texte.

1882. WHITE (C. A.). New Molluscan forms from the Laramie and green river group. (*Proceed. unit. stat. natur. hist. Muséum*, V, p. 98, pl. III.)

1859. WOODWARD (S. P.). On some freshwater shells from central Afrika. (*Proceed. zoolog. soc. London*, pp. 348-350, pl. XLVII).

ARCHIVES DE ZOOLOGIE EXPÉRIMENTALE ET GÉNÉRALE
IVe Série, Tome VI, p. 137 à 332
2 Mai 1907

VARIATIONS EXPÉRIMENTALES

ÉTUDES SUR SIX GÉNÉRATIONS DE POULES CARNIVORES

PAR

FRÉDÉRIC HOUSSAY
Professeur à la Faculté des Sciences,
Délégué à l'Ecole Normale Supérieure de l'Université de Paris.

INTRODUCTION

LA VARIATION

SOMMAIRE. — Evolution et variation. — L'ontogénie est une étude des variations dans la forme. — Continuités ou discontinuités dans l'ontogénie. — Complexité du problème total de l'évolution. — Recherche de ses équations différentielles. — Les courbes rameuses de continuité. — Travaux de QUETELET. — La biométrique statique et cinématique. — Le problème de la causalité. — Recherches qui font entrevoir une solution possible. — Données qui manquent pour la poursuivre. — Nécessité de l'expérimentation.

Après un demi-siècle de débats, d'abord tumultueux, puis insensiblement apaisés, la théorie de l'évolution a fini par être acceptée de tous, au moins en ce qu'elle a de plus général et ne rencontre plus à l'heure actuelle aucun contradicteur.

Les documents paléontologiques, chaque jour plus abondants, nous enseignent avec évidence que les flores et les faunes ont été différentes aux diverses époques de la terre ; elles ont été chan-

gées au cours du temps ; ce qui est aujourd'hui n'a pas toujours existé et des formes animales ou végétales qui recouvraient autrefois ou peuplaient les continents et les mers ont complètement disparu. Il n'est pas vrai que le monde des vivants en une fois donné, ou brusquement créé, s'est perpétué immuable depuis son origine. On se trouve en présence d'un fait que personne ne songe plus à contester ; il faut maintenant que toutes les théories ou tous les dogmes en tiennent compte et s'y adaptent.

Les études embryologiques apprennent d'autre part que tout être vivant, si compliquée que puisse être sa forme, débute par un œuf, simple cellule, petite masse de protoplasme, dont la structure, la composition chimique et les réactions ne diffèrent pas sensiblement de ce qu'on peut obtenir avec d'autres colloïdes organiques ou métalliques. L'œuf, comme résultat de ses actions diastasiques et de ses acquisitions par osmose, grandit, se divise, produit un massif de cellules, d'abord toutes semblables entre elles, qui peu à peu se différencient suivant les positions qu'elles occupent, se groupent, constituent des organes de plus en plus nombreux et complexes à mesure que le temps s'écoule. Le développement embryogénique d'un être donné, son ontogénie, est une succession de formes incessamment diversifiées, dans la continuité desquelles on peut cependant reconnaître des étapes et dénommer des stades. Une ontogénie est le plus banal en même temps que le plus magnifique exemple d'une série de *variations*.

L'embryologie, par suite, est l'étude des variations de la forme et non pas d'une petite variation, changeant de si faible façon la grandeur d'une qualité qu'il faut de minutieuses mesures pour la reconnaître, ni d'une variation relative à quelques organes accessoires, ni d'une variation singulière existant sur un animal choisi dans quelque localité spéciale, mais bien de variations sans nombre, amenant la forme de *rien*, ou presque rien, à *tout* ce qu'elle peut être, portant sur tous les organes, chez tous les animaux et dans tous les lieux.

Les phénomènes ontogéniques sont donc par leur ensemble les plus capables de nous suggérer une image intelligible de ce

qui a pu se passer depuis l'origine du monde pour les changements successifs des flores et des faunes. Il y a même entre les deux sortes de données des concordances objectives ; les stades ontogéniques répètent souvent dans le même ordre les étapes paléontologiques. Ceci nous amène à penser que l'image évolutive est plus qu'une simple suggestion et qu'elle est le reflet d'une réalité que nous ne saisissons pas encore avec précision dans toute son étendue. Si l'on trouvait en tous cas concordance, le problème serait résolu et il y aurait preuve définitive ; mais cela n'est pas intégralement, peut-être par suite de lacunes dans les séries que la fossilisation n'a pas conservées toutes, peut-être aussi pour d'autres raisons moins simples.

En cherchant au surplus à transposer les données de l'évolution ontogénique pour reconstruire avec elles l'histoire passée des espèces et des classes, on n'est obligé à l'exclusion d'aucun point de vue. Si la continuité est un phénomène ordinaire en embryologie, la discontinuité n'y est cependant point rare, telle celle qui coupe en stades distincts le développement larvaire d'un crustacé, ou mieux encore celle qui tranche la vie d'un insecte métabole en trois tronçons séparés : *larve, nymphe, imago.*

J'ai d'ailleurs montré (1) que les métamorphoses ou métabolies sont beaucoup plus fréquentes et plus répandues qu'on ne le dit usuellement et qu'il y a en somme d'innombrables transitions de toutes grandeurs entre la discontinuité qu'elles créent et la continuité.

Au surplus, si les embryons évoluent de telle sorte que chacun répète, de génération en génération, une succession fixée de phénomènes, ce n'est pas à dire que l'être vivant possède en *lui-même* un déterminisme rigoureux, ramenant sur un rythme nécessaire des apparences matérielles identiques, car de légers changements du milieu amènent des modifications dans les formes. D'importantes études ont été entreprises sur ces sujets ; il y a place pour bien d'autres encore. Et, par les faciles trans-

(1) HOUSSAY. — *La forme et la vie* (Paris, Schleicher, 1900)

formations des embryons, on peut arriver à concevoir sans peine que les espèces se soient changées avec les milieux.

Mais, concevoir en gros comme possible une certaine marche des phénomènes n'est plus ce qui suffit à la science contemporaine ; elle veut préciser davantage afin de mieux apprécier la valeur de ses principes et de ses conclusions. La biologie cherche à pénétrer dans la voie qu'ouvrent les méthodes mathématiques ; elle voudrait poser les *équations différentielles* du problème de l'évolution et le résoudre en son entier par leur intégration si elle est possible, ou se rendre compte, en tous cas, de ce qui entrave la solution.

Or, poser les équations différentielles du problème c'est rechercher pendant un temps très court les lois de la variation, c'est-à-dire essayer d'établir des relations capables de s'exprimer par une formule ou par une courbe entre le temps, la grandeur mesurable des éléments en lesquels se décompose la forme animale et la grandeur de certaines actions ambiantes, ou de toutes les actions ambiantes, dont on sait par expérience qu'elles sont susceptibles de modifier les êtres vivants.

La question, on le voit, est des plus difficiles et n'est pas même voisine de la maturité ; elle est à la phase préparatoire, dans laquelle il s'agit encore de distinguer, d'établir et de mesurer des phénomènes, loin qu'il soit déjà temps de les grouper et d'en extraire des relations générales et complètes. Cependant il est utile de savoir à quoi peuvent servir les faits que l'on étudie ; c'est le meilleur guide pour leur recherche et pour leur découverte.

Nous venons d'indiquer que le problème comporte à tout le moins la combinaison de trois sortes de données : 1° le temps, 2° la variation du vivant, 3° les facteurs du milieu ambiant. C'est déjà une simplification considérable et une intervention énorme de notre part que de décomposer ainsi le Cosmos par notre analyse et d'y distinguer l'être vivant de toute son ambiance à laquelle il est en fait lié d'une façon nécessaire et per-

manente (1). Mais, il faudrait se tenir à ce minimum de complexité et ne consentir aucune simplification supplémentaire si ce n'est d'une façon provisoire, pour la commodité du travail, en sachant bien qu'on ne traite plus le problème entier, et que seulement on le prépare, qu'on tourne alentour, qu'on se tient en un mot dans les préliminaires.

Ce n'est pas à dire que toutes les études faites de la sorte soient méprisables ou inutiles. Loin de nous cette pensée ridicule, mais il ne faut pas s'illusionner sur leur valeur réelle. Cette dernière est suffisante dans son vrai, sans que l'on cherche faussement à lui en substituer une autre.

De là résulte que pour l'étude de la variation, aussi bien que pour tout autre, on doit éviter de ne voir qu'une catégorie, de se placer à un point de vue exclusif et d'être *partisan* soit de la discontinuité, soit de la continuité, soit d'un déterminisme extrinsèque, soit d'une cause intrinsèque ; il faut se garder de limiter ses recherches aux variations durables en méconnaissant les fugitives. Tous ces phénomènes existent et doivent par suite être pris en considération. Plus encore, ils ne sont pas séparés et distincts ; ce sont des termes parfaitement sériables d'un unique ensemble.

La vision nette de la complexité du problème permet de se rendre un compte précis de ce qui manque à chaque discipline, ou à chaque manière d'étudier, pour le traiter entièrement ; elle permet par suite de distinguer la valeur juste de chaque catégorie de données et la façon dont il est possible de les combiner ensemble et de les compléter les unes par les autres, loin de chercher à les exclure les unes par les autres.

L'embryologie par exemple, puisque nous en avons d'abord parlé, à la considérer dans son ensemble et dans ce qu'elle a de classique, étudie en fonction du temps la plupart des variations et les plus importantes dont est susceptible la forme animale. Mais elle tient à peine compte, ou même pas du tout, de l'action

(1) HOUSSAY. — Une étude des sciences naturelles (*Revue scientifique*, 1904). — L'abstraction dans les sciences naturelles (*Revue des Idées*, décembre 1905).

des facteurs extérieurs à l'animal. Ses résultats néanmoins, bien qu'incomplets, combinés avec ceux que la zoologie retire de la considération des formes adultes actuelles, ont pu servir à tracer ces courbes rameuses de continuité entre les formes, appelées autrefois *arbres généalogiques*, et dont on a cru avec excès qu'elles apportaient la solution complète du problème de l'évolution. Il ne faudrait pas maintenant, par une réaction exagérée, les considérer comme nulles et non avenues. Elles relient solidement et simplement des faits très nombreux ; elles sont de bons symboles et à ce titre doivent être retenues et utilisées.

Les variations ontogéniques ou les changements de forme embryonnaires, pour abondants et importants qu'ils soient, n'ont au reste de valeur que comme image ou comme représentation de ce qu'a pu être l'évolution. Car, si on les considère au point de vue du résultat qu'ils amènent en réalité, on ne voit pas immédiatement que, même amplifié, ce résultat puisse être une évolution des espèces. Dans la longueur d'une vie humaine, en effet, ou dans toute la durée de l'expérience humaine, il semble, et à défaut de mesures minutieuses, que ces variations ontogéniques ont pour terme final une permanence. Les aboutissants des ontogénies successives, les adultes d'une même espèce, se ressemblent constamment entre eux.

Cette permanence apparente est en contradiction avec l'idée d'évolution. D'où la nécessité, pour résoudre le conflit, d'étudier les variations qui peuvent se manifester entre les formes adultes et, pour limiter d'abord le problème, entre les formes adultes d'un de ces groupes que l'on appelle *espèce*.

* * *

Dès que la notion d'espèce a été introduite dans la science avec quelque netteté, la notion de *variations* ou de différences légères entre les individus ne s'est pas moins rapidement imposée. Buffon, Lamarck, puis Cuvier (1) et enfin Darwin, plus copieu-

(1) Cuvier. — *Révolutions du globe* (Firmin-Didot, Paris, 1877, p. 77).

sement mais non d'une façon différente, ont mis en évidence de pareils écarts entre les formes dans une espèce, pour en retirer il est vrai des conclusions opposées. Les observations de cette sorte, tant qu'elles sont effectuées d'une façon discontinue et, pour ainsi dire, au hasard des rencontres, laissent trop de place à l'interprétation arbitraire. Il y avait lieu d'instituer méthodiquement des mesures nombreuses et précises.

QUÉTELET, dans plusieurs travaux (1) très remarquables et très suggestifs, a donné complètement la méthode que l'on commence à appliquer pour l'étude de la variation dans les sciences biologiques.

Si un observateur cherche à obtenir à plusieurs reprises et avec précision une même mesure, par exemple la taille d'un homme ou la longueur de n'importe quel objet, il ne trouve jamais deux fois le même résultat. En multipliant suffisamment les épreuves on obtient une série de nombres tantôt trop grands tantôt trop petits qui se répartissent autour d'un nombre moyen. Si l'on cherche à grouper en lots les diverses mesures obtenues, on reconnaît qu'un lot très nombreux est formé par celles qui diffèrent le moins de la moyenne. Les autres lots sont d'autant plus petits, c'est-à-dire contiennent d'autant moins de mesures, qu'ils sont plus écartés de la moyenne. Comptant en abscisses positivement et négativement les écarts d'avec la moyenne et en ordonnées le nombre d'opérations ayant correspondu à chaque écart, on obtient une courbe symétrique dite courbe d'erreur, ou courbe en cloche, ou courbe de QUÉTELET.

Il est fort remarquable que si, au lieu de mesurer *n* fois le même objet, on mesure une seule fois la même qualité sur *n* objets *pratiquement considérés comme semblables*, c'est-à-dire désignés par un seul nom, on trouve encore une courbe en cloche. QUÉTELET avait formellement établi ce résultat par de nombreuses mensurations relatives à l'homme. GALTON (2), dans un

(1) QUÉTELET. — *Physique sociale* (Paris, 1835). — *Lettres sur la théorie des probabilités appliquée aux Sciences morales et politiques* (Bruxelles, 1846). — Sur le calcul des probabilités appliqué à la science de l'homme (*Bull. Acad. Royale de Belgique*, 1873).

(2) GALTON. — *Natural inheritance* (London 1889).

ouvrage rempli d'autre part de considérations intéressantes, a confirmé par des mensurations nouvelles les conclusions de Quételet et a eu la bonne fortune d'y intéresser les biologistes, en raison peut-être du titre qu'il avait su choisir pour son livre.

Divers résultats aujourd'hui publiés montrent qu'il en est de même si l'on mesure une qualité quelconque sur de nombreux individus d'une espèce animale ou végétale, qu'il s'agisse de la longueur du corps, de celle d'une antenne, d'un fruit ou de tout autre organe, ou encore du nombre des parties qui se répètent telles que les taches pigmentées, tubercules, etc..., dont la quantité semble caractériser une espèce ou une race.

Bateson, Davenport, Pearson, Weldon, Kellogg se signalent parmi d'autres auteurs par les contributions qu'ils ont apportées à ce sujet. La construction des courbes de fréquence est d'usage courant au laboratoire de Svalöf (Suède) pour la sélection des graines de céréales.

En se répétant toujours symétriques et semblables à elles-mêmes, quel enseignement théorique, en outre de leur importance pratique, peuvent nous apporter les courbes ? Laissant de côté d'autres considérations dont nous parlerons tout à l'heure, elles nous apprennent d'abord que notre notion de type ne correspond pas à quelque chose d'absolu et d'immuable ; c'est seulement le maximum d'une série, et son seul fondement est la fréquence. Cette conclusion est intéressante certainement, mais elle peut être aussi bien utilisée par les partisans de la fixité des espèces que par les évolutionnistes.

Et même, en y réfléchissant, de Blainville n'était-il pas arrivé à un résultat apparenté au précédent, à la fois moins précis et plus général, lorsqu'il distribuait, dans chaque ordre de mammifères, les diverses tribus de part et d'autre d'une famille centrale qui présentait *au maximum* les caractères les plus typiques de l'ordre, lesquels caractères allaient en décroissant successivement dans les tribus à mesure qu'elles s'écartaient du type ? Et, groupant de la même façon les ordres dans les classes, et les classes dans les embranchements, ne retrouverions-

nous pas de la sorte un schème nouveau pour l'unité de plan de composition ?

En outre du cas ordinaire où la courbe symétrique offre un seul maximum, il arrive parfois qu'en mesurant une certaine qualité dans un groupe appartenant à une espèce donnée, on trouve deux ou plusieurs maxima au lieu d'un. La seule conclusion rigoureuse est qu'il y a deux ou trois types dans un ensemble où l'on avait d'abord cru en voir un. Ayant *d'autre part* l'idée d'évolution, on est aussi tenté de considérer ce résultat comme l'expression arithmétique du fait que l'espèce est *en train* de varier, de se dédoubler ou de se fragmenter davantage.

Cela peut être vrai souvent, mais ne l'est pas nécessairement, ni toujours. Il est bien sûr par exemple que la courbe à deux maxima, obtenue par GALTON avec la couleur des yeux humains, ne veut pas dire qu'à notre époque l'espèce humaine en Angleterre est aujourd'hui *en train* de se séparer en deux races distinctes à ce point de vue.

La multiplicité des maxima ne signifie une séparation de l'espèce en deux ou plusieurs autres que si, *en plusieurs générations successives*, on a vu peu à peu pointer deux maxima, d'abord rapprochés puis espacés de plus en plus, ainsi que par exemple l'a établi HUGO DE VRIES dans ses belles recherches sur la mutation, notamment dans le dénombrement, effectué plusieurs années de suite, des languettes visibles autour du capitule de *Chrysanthemum segetum* (1).

Pour aborder le problème de l'évolution, il faut toujours, en effet, qu'il soit question du temps. Je l'ai fait déjà remarquer il y a plusieurs années (2) en montrant que la courbe en cloche ne donnait une relation qu'entre la fréquence (φ) d'une qualité et la grandeur (α) de celle-ci :

$$f(\varphi, \alpha) = o$$

(1) HUGO DE VRIES. — *Die Mutationstheorie* (Leipzig, 1901-1903).

(2) HOUSSAY. — *La forme et la vie*, p. 256.

Dans l'espèce, la fonction *f* est une exponentielle de la forme

$$\varphi = Ke^{-\alpha^2}$$

ainsi que l'a établi QUÉTELET (1). C'est une relation *statique*.

Le procédé de mensuration ne donnerait de renseignements sur l'évolution qu'en introduisant le temps (θ), ce qui reviendrait à construire une surface :

$$F(\varphi, \alpha . \theta) = o$$

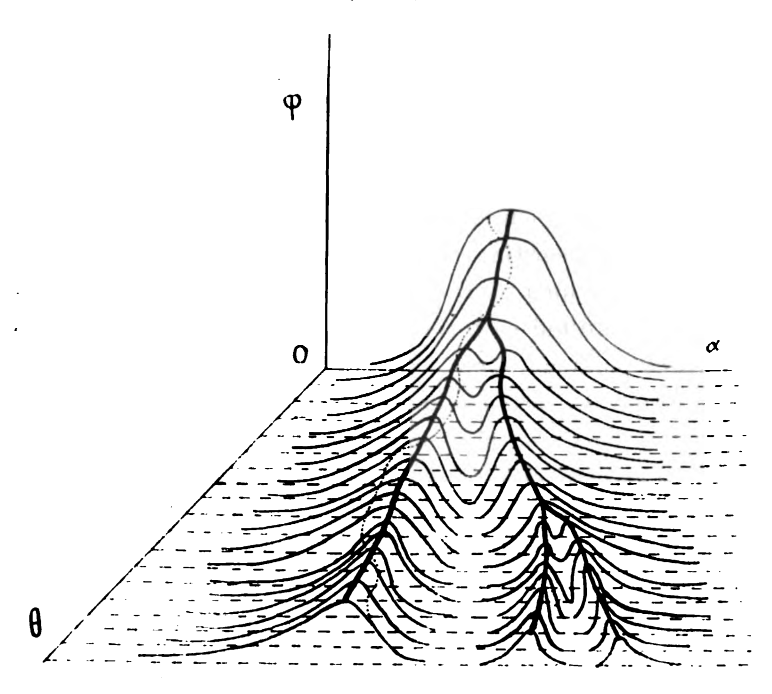


FIG. 1. Surface exprimant la fréquence d'une qualité en fonction du temps.

Un de mes élèves, X. ROQUES, me fit remarquer récemment que, malgré la difficulté qu'il y aurait à écrire l'équation d'une pareille surface, on peut tout de même se faire une idée de la forme qu'elle présenterait.

Prenons trois axes de coordonnées rectangulaires : $O\alpha$, $O\varphi$, $O\theta$ (fig. 1), l'un pour la grandeur de la qualité mesurable que l'on

(1) QUÉTELET. — *Lettres sur la théorie des probabilités*, etc., p. 386.

considère, l'autre pour la fréquence; le troisième pour le temps que nous ferons croître par générations successives et non d'une façon continue, ce qui compliquerait le problème de toute la variation ontogénique.

A l'origine des temps, les mensurations nous donneront dans le plan $\alpha O \varphi$ une première courbe de fréquence. De génération en génération nous aurons des courbes analogues dans une série de plans :

$$\theta = 1$$
$$\theta = 2$$

etc... Nous pourrons à de certains moments voir les courbes présenter deux maxima et se dédoubler ultérieurement. L'ensemble finalement donnera un aspect analogue à celui d'une *chaîne de montagnes*.

Si l'on regarde cette surface de loin avec tout son relief ou si l'on se borne à relever la projection de sa ligne de faîte, on retombera en tous cas sur une des courbes rameuses que les biologistes, il y a vingt-cinq ans, les HÆCKEL, les RAY-LANKESTER, les GIARD, etc... avaient tracées d'intuition.

La ligne de faîte n'est pas rigoureusement une courbe de descendance, c'est-à-dire ne joint pas entre eux des individus effectivement descendus par génération les uns des autres ; une vraie courbe de descendance (en pointillé sur la figure) oscillerait autour de la précédente, sans toutefois passer d'une crête sur l'autre, du moins aussitôt que celles-ci se trouvent suffisamment distantes.

* * *

Donc, en se bornant à mesurer et à enregistrer la grandeur des variations visibles de génération en génération, on pourrait arriver à une intéressante sériation des effets, à une étude *cinématique* du sujet. Mais, en outre de cela, il est un résultat de première importance que QUÉTELET a signalé dans ses écrits et pour lequel il n'a été dépassé ni même suivi par personne. Je veux parler des indications que les courbes de fréquence

donnent relativement à la causalité et de la façon dont elles posent les problèmes *dynamiques*.

La circonstance, en effet, qu'une qualité donnée se répartit dans un type suivant une courbe qui règle aussi les probabilités, les chances ou le hasard, ne signifie pas que les variations de la qualité se présentent *sans cause*, mais au contraire qu'elles sont déterminées par *trop de causes*. A un examen superficiel, les deux alternatives paraissent revenir au même relativement à la connaissance que nous en pouvons avoir; il n'en est cependant point ainsi au fond. Si la variation n'a aucune cause, il n'est pas même à dire que le problème est insoluble ; il n'y a pas de problème du tout et il est superflu de s'en préoccuper. Si au contraire la variation admet un déterminisme trop compliqué, il y a problème, très difficile certainement, insoluble peut-être ; mais on ne peut renoncer à son étude qu'après de multiples essais totalement infructueux, et encore doit-on y revenir à chaque fois qu'une découverte nouvelle laisse espérer que son application donnerait un résultat, si faible fût-il.

Or, les rares essais entrepris sont bien loin d'être décourageants.

Comment d'abord les courbes de fréquence peuvent-elles conduire à la causalité ?

1° Quand elles sont symétriques et à un seul maximum, elles signalent un type et ne révèlent rien par elles-mêmes.

2° Quand les courbes restent avec un seul maximum mais que celui-ci est déplacé à droite ou à gauche de l'ordonnée médiane entre les deux limites, ce fait arithmétique accuse l'existence d'une cause prépondérante (1). Elle se tire en quelque sorte de l'ensemble confus et indiscernable qui serait le hasard. En ce cas donc existe une cause spéciale et définie, cela est sûr, mais, sur la nature de cette cause, la courbe ne peut rien enseigner. C'est beaucoup cependant d'apprendre ainsi *qu'il y a quelque chose à chercher*.

3° Si la courbe de fréquence porte deux ou plusieurs maxima,

(1) QUÉTELET. — *Lettres sur le calcul des probabilités*, etc., p. 177.

ce dont Bravais (1) le premier a signalé la possibilité, alors deux ou plusieurs causes témoignent leur prépondérance ; et la différence de leurs effets est une donnée qui peut mettre sur la voie pour les trouver.

Seulement, à l'heure actuelle, pour interpréter la nature de la cause d'après les changements qu'elle amène, nous manquons presque totalement d'indications expérimentales sur le déterminisme des variations. Il faut que quelques-uns s'attachent d'abord à en recueillir.

Au reste, la façon même dont se construisent les premières courbes de fréquence tend à masquer les déterminismes et la causalité. Etant donné qu'il y a d'abord tant à compter et tant de faits à relever, on s'adresse, comme il est naturel, à ceux que l'animal révèle tout de suite et sans dissection longue. On examine les pinces chez le forficule, les tubercules sur les ailes d'un coléoptère, les nervures chitineuses d'une aile d'abeille, les taches pigmentaires d'une aile de papillon, etc... Or, les modifications du tégument, pigmentaires ou autres, sont peut-être celles dont les liaisons avec la nutrition de l'être nous échappent le plus aujourd'hui.

Et nous sommes certains cependant que ces liaisons existent. Sans parler des indications que la médecine pourrait fournir à ce propos pour l'espèce humaine, les belles expériences de E. Fischer (2) sur les *Vanesses* prouvent que, par des changements de température au cours du développement, surviennent des changements de variété traduits précisément par des transformations du pigment. Les classiques recherches de Schmankewitch sur les *Artemia* montrent que le degré de salure des eaux transforme le telson et les poils qui s'y insèrent de façon à ce que l'on passe d'une espèce à une autre.

Tel est le type de recherches qu'il faudrait multiplier à l'heure

(1) Quetelet. — *Loc. cit.*, p. 412

(2) E. Fischer. — *Transmutation der Schmetterlinge in Folge von Temperaturanderung* (Berlin, 1895).

actuelle pour compléter et interpréter les données de la biométrique naissante.

Avant de clore cet aperçu général ajoutons que, parmi les biologistes, on pourrait signaler deux orientations principales tendant à concevoir la variation comme résultat soit d'un déterminisme intrinsèque soit d'un déterminisme extrinsèque.

Dans tous les cas, même si l'on emploie le nom de variation *spontanée* comme pour écarter toute causalité, il paraît difficile de ne pas admettre à la réflexion un déterminisme toujours antécédent à la variation et un déterminisme physico-chimique.

Seulement, pour les uns, la variation proviendra surtout des combinaisons physico-chimiques qui surviennent dans l'être lui-même, soit tout à fait nouvellement, soit par légères modifications dans l'amplitude de ce qui existait déjà, et cela, sans que rien n'ait été modifié dans les agents extérieurs.

D'autres, attentifs à ce qu'un animal ne doit jamais être en réalité considéré en soi et dépouillé de ses rapports permanents avec le dehors, regardent comme difficile que les réactions physico-chimiques internes puissent être modifiées si ce n'est comme contre-coup d'un changement dans l'ambiance, même léger, même fugitif, antérieur au phénomène de variation.

Il y a dans le monde extérieur aux vivants tant de facteurs capables d'amener des variations dans le protoplasme que l'on est noyé dans leur multiplicité, sans attention pour leur faible grandeur et que l'on trouve plus simple de considérer la variation comme une *propriété* des êtres vivants, susceptible de se manifester *par hasard*, c'est-à-dire à la suite d'un déterminisme si compliqué qu'on renonce à le connaître.

Une telle renonciation est provisoirement acceptable, si l'on se borne à étudier la suite du problème et à rechercher ce qui résulte d'une variation *donnée*, étude tout à fait légitime d'ailleurs et fructueuse. Mais la renonciation ne peut être définitive si l'on veut connaître le commencement de la question.

J'entends bien que les données actuelles de la science rendent presqu'inaccessible la question de déterminisme et je

dis seulement qu'il faut penser à rassembler des données en vue de l'aborder plus tard.

Les biologistes se laisseraient aisément convaincre de chercher les diverses causes des différentes variations s'ils espéraient obtenir des modifications qui fussent *durables* et s'ils n'avaient observé que trop souvent « sublatâ causâ, tollitur effectus ».

D'abord, on a découvert des modifications durables. De Vries en a signalé sur les *Œnothera* sous le nom de mutations, et sans doute leur déterminisme est inconnu. Mais Blaringhem a reproduit sur le maïs à l'aide de traumatismes des modifications analogues par leur soudaineté et leur perpétuité. Il y a dans ce cas un déterminisme extérieur parfaitement net et, si le mécanisme interne de son action échappe encore, il demeure vrai que le problème est touché dans toute son étendue : cause extérieure appréciable, variation consécutive, transmission de celle-ci, évolution possible.

D'autre part, si une action extérieure est durable et si les êtres vivants qui y sont soumis varient sous son influence, ils ne feront pas retour à la forme antérieure à moins d'échapper à la cause modificatrice, ce qui sera impossible en des cas nombreux.

Et de plus, entre les variations durables et les fugitives il y a probablement tous les intermédiaires possibles ou, pour mieux dire, ce sont des aspects différents d'un même phénomène essentiel.

Si l'on est convaincu que la variation résulte de modifications dans les actions physico-chimiques internes — originellement internes ou devenues telles après un point de départ extérieur, il n'importe — il faut y voir l'aboutissant des grands facteurs vitaux : hydratations, déshydratations, oxydations, réductions, surnutrition ou inanition au sens le plus large, c'est-à-dire en solides, en liquides ou en gaz, actions diastasiques, actions de toxines.

Pour les intoxications en particulier, nous savons que certaines d'entre elles, capables même d'amener des désordres importants

et graves, *s'éliminent* si l'on n'entretient pas la toxine. D'autres qui amènent des modifications parfois moins apparentes ne s'éliminent pas ou s'éliminent lentement.

Il paraît y avoir une différence analogue entre la variation durable et la variation fugitive. L'étude de l'une quelconque de celles-ci peut éclairer le problème théorique.

Nous avons tenu à montrer comment, loin de s'exclure, les diverses questions s'enchaînent, afin d'indiquer les préoccupations auxquelles répondent les recherches dont l'exposé va suivre. Et nous avons assez présenté toute l'ampleur du problème pour n'avoir pas besoin de dire que notre prétention n'est pas de le résoudre tout. Nous apportons une contribution, dont il ne nous appartient pas au reste d'évaluer l'utilité ou l'importance.

CHAPITRE I

UNE EXPÉRIENCE SUR LE DÉTERMINISME DE LA VARIATION PAR LE RÉGIME ALIMENTAIRE SIX GÉNÉRATIONS DE POULES CARNIVORES RÉSULTATS GÉNÉRAUX

SOMMAIRE. — Choix de l'animal en expérience. — Etudes antérieures sur le gésier. — Extension des recherches à tous les organes et à plusieurs générations. — Précautions initiales relatives aux variations de race. — Généalogie des sujets étudiés. — Accroissement progressif de la taille et du poids. — Impossibilité de comparer les organes en grandeur absolue. — Rapports au poids total et au poids actif. — Poids total étalon. — Organes et fonctions qui ont varié.

Les considérations exposées plus haut me décidèrent à entreprendre des recherches sur le rôle que pouvait jouer, dans le déterminisme de la forme, quelque facteur biologique suffisamment important et suffisamment défini. Je résolus d'essayer ce que produirait un changement complet de régime alimentaire.

Le choix de l'animal à mettre en expérience était une question de premier ordre. Il fallait que le régime *normal* fût très bien fixé et connu et cependant pas tellement rigoureux qu'un changement pût amener la mort. Je pensais et je pense encore que des transformations importantes auraient été obtenues sur

divers invertébrés : planaires, insectes ou d'autres, mais pour une première recherche la question se serait compliquée d'une difficulté sérieuse à reconnaître l'état de leur santé au cours de l'expérience, ce qui devait laisser échapper bien des observations. J'arrêtai donc mon choix sur un vertébré, dont la biologie nous est mieux connue et dont les réactions nous sont plus familières. Hésitant entre les mammifères et les oiseaux, j'opérai d'abord sur les deux ; mais, mes expériences sur les mammifères, plusieurs fois renouvelées, se terminèrent rapidement par des insuccès, instructifs d'ailleurs et dont je parlerai plus loin.

Parmi les oiseaux j'avais choisi des poules en raison du fait que, typiquement granivores, ces oiseaux ont une certaine avidité pour la viande et mangent spontanément tous les insectes ou tous les débris dont ils peuvent s'emparer ; j'espérais, en conséquence, les adapter facilement au régime carné exclusif.

La morphologie organique des oiseaux est très uniforme et les différences que l'on reconnaît entre eux sont en rapport avec l'éthologie actuelle de ces animaux. Les ordres d'oiseaux, arrêtés par des caractères anatomiques, sont à peu près des groupes fondés en même temps sur des genres de vie spéciaux. L'anatomie comparée avait de la sorte appelé de tout temps l'attention sur la grande différence qui existe entre le gésier des Rapaces, nourris de chair, et celui des autres oiseaux, notamment de ceux qui absorbent exclusivement des graines.

On a ainsi été déjà conduit à chercher si, dans un temps rapide, le changement de régime pourrait modifier cet organe qui semble en rapport manifeste avec la sorte d'alimentation. Les indications fournies par les divers auteurs sont, il est vrai, contradictoires.

Les uns ont essayé d'accroître le gésier d'un oiseau carnivore en le soumettant au régime granivore. C'est ce qu'ont réalisé HUNTER, qui a rendu par cette alimentation le gésier d'un goéland (*Larus tridactylus*) comparable à celui d'un pigeon, et MÉNÉTRIÉ, qui a atteint le même résultat sur l'effraie (*Strix grallaria*). D'après EDMONDSTONE, la structure de l'estomac,

chez *Larus tridactylus*, change même spontanément dans la nature, suivant son alimentation saisonnière. Aux îles Shetland, le gésier de ces oiseaux s'accroît et diminue périodiquement chaque année suivant qu'ils se nourrissent des graines de céréales pendant la belle saison ou de poissons pendant l'hiver.

Les auteurs précédents sont cités par C. SEMPER (1), qui admet leurs conclusions sans avoir refait d'expériences. G. BRANDES (2) fait la critique de ces travaux en remontant aux sources et montre qu'ils ont effectivement très peu de précision.

HOLMGREN dit aussi avoir changé l'estomac d'un pigeon de façon à le rendre comparable à celui d'un oiseau carnivore.

Plus récemment, G. BRANDES a repris cette question. Après avoir nourri un pigeon pendant sept mois avec de la viande, il compara l'épaisseur des parois musculaires de son gésier avec l'épaisseur des parois chez un oiseau de proie et reconnut que la différence entre les deux demeurait considérable. L'observation est certainement exacte, mais l'auteur a eu le tort de conclure qu'il n'y avait aucune variation, car la réduction *en volume* ne commence pas nécessairement par une réduction *en section*. C'est le poids qui peut seul renseigner sur la variation d'ensemble.

Y. DELAGE (3) rapporte qu'il a alimenté une poule pendant trois ans avec de la viande et estime que la vérité est entre les deux affirmations antérieures. Le gésier de son animal était bien d'après lui un gésier de granivore, mais son revêtement interne et sa musculature étaient beaucoup diminués. Cette poule eut des abcès aux pattes et le pus, riche en acide urique, montra la nature goutteuse de l'affection. Traité à la pipérazine, l'animal mourut sur-le-champ.

Toutes ces contradictions demandaient de nouvelles recherches. En même temps que moi et d'une façon indépendante,

(1) C. SEMPER. — *Die Existenzbedingungen der Tiere* (1880).

(2) G. BRANDES. — Ueber den vermeintlichen Einfluss veränderter Ernahrung auf die Structur des Vogelmagens (*Biol. Centralblatt*, 1896. T. XVI, 825-833. Aussi dans *Leopoldina* 1896).

(3) Y. DELAGE. — *Année biologique pour* 1896.

Weiss (1) opéra sur des canards. Deux de ces animaux furent nourris pendant quatre mois et demi avec des graines de blé et de maïs ; deux autres, pendant le même temps, reçurent de la viande de cheval.

La taille des carnivores était supérieure d'un tiers environ à celle des granivores et il faut bien dire que dans la circonstance, le régime de ces derniers était inusité et presque anormal pour l'espèce. En outre, les canards carnivores avaient un plumage moins beau et moins fourni ; vu la faible durée de l'expérience, je suis porté à croire que c'est un effet de la toxicité spéciale de la viande de cheval, dont Weiss lui-même critique d'ailleurs l'emploi ainsi que Pflüger l'avait déjà fait.

Weiss n'a pas trouvé de différences appréciables sur les gésiers, ou plutôt il note des écarts irréguliers, sans, du reste, indiquer le sexe des animaux où serait peut-être l'explication de l'irrégularité. En revanche, il signale d'importantes transformations anatomiques et histologiques dans le ventricule succenturié et c est un résultat positif intéressant.

Mes expériences ont commencé au mois de novembre 1900. Je me suis proposé, relativement au gésier, organe en discussion, de procéder par des mesures précises afin d'évaluer la variation. Si elle est de faible grandeur, celle-ci doit en effet nécessairement échapper quand on se borne à comparer l'organe varié à *un type* dont nous n'avons, au surplus, aucune connaissance mesurée. Même de grande amplitude, la variation ne peut être appréciée exactement parce que nous n'avons du type de gésier granivore qu'une notion très générale.

En outre, j'ai pensé que le gésier était bien loin d'être seul en cause et qu'un pareil changement de vie devait avoir un retentissement considérable sur tout l'organisme, qu'il s'agissait par suite d'examiner, avec une attention précise, toutes les modifications possibles sur tous les organes et, autant qu'il se pouvait, sur toutes les fonctions. Les résultats n'ont pas trompé cette attente.

(1) Weiss (*C. R. Société Biologie*, 1901).

Il m'a semblé aussi que l'étude n'aurait de portée qu'en étant suivie dans un grand nombre de générations. J'ai pu continuer cette recherche pendant six années et j'eusse été plus loin encore, si une des modifications obtenues sur l'espèce n'eût été la stérilité qui a mis fin à l'expérience en me privant de sujets. Le résultat d'ailleurs était important en lui-même et la variation, au surplus, avait été assez longtemps relevée pour qu'il soit aisé maintenant de prévoir ce qu'elle eût donné en se prolongeant.

J'ai fait connaître au fur et à mesure quelques-uns des résultats les plus saillants, ceux surtout qui pouvaient être isolés, mais il en reste beaucoup qui sont inédits. D'ailleurs, l'intérêt principal de ces recherches de longue durée est dans la comparaison finale entre toutes les données et dans leur combinaison en vue d'une conclusion d'ensemble. Les principales étapes de mon travail sont marquées par diverses notes publiées aux comptes rendus des séances de l'Académie des sciences (1).

Ayant fait remarquer la difficulté de comparer les organes des animaux que l'on étudie expérimentalement avec ceux d'un type abstrait, je résolus de fixer *une origine* à mes expériences et de prendre d'abord des mesures initiales sur des poules vraiment granivores. Ces oiseaux, tels qu'on les trouve dans la demi-liberté des fermes, sont surtout granivores, cela est certain, mais

(1) HOUSSAY. — Morphologie expérimentale. Variations organiques en fonction de l'alimentation chez la Poule (*C. R. Ac. Sc.*, 9 décembre 1901).
— Morphologie expérimentale. Sur l'excrétion et sur la variation du rein chez les Poules nourries avec de la viande (*Ibid.*, 24 décembre 1901).
— Comparaison de la ponte chez des Poules carnivores et chez des Poules granivores (*Ibid.*, 17 février 1902).
— Croissance et auto-intoxication (*Ibid.*, 26 mai 1902).
— Morphologie expérimentale. Sur la mue, l'excrétion et la variation du rein chez des Poules carnivores de seconde génération (*Ibid.*, 8 décembre 1902).
— Variations organiques chez des Poules carnivores de seconde génération (*Ibid.*, 29 décembre 1902).
— Le dimorphisme sexuel organique chez les Gallinacés et sa variation avec le régime alimentaire (*Ibid.*, 12 janvier 1903).
— Sur un Poulet ayant vécu 7 jours après l'éclosion avec un second jaune inclus dans l'abdomen (*Ibid.*, 29 juin 1903).
— Sur la ponte, la fécondité et la sexualité chez des Poules carnivores (*Ibid.*, décembre 1903).

ils compliquent leur régime par une quantité d'aliments qui les rendent presque omnivores. Je pris donc un coq et deux poules et les nourris pendant une année entière avec des graines, principalement de blé noir, pour avoir un terme de comparaison précis.

Dans le même temps je soumettais au régime exclusif de la viande crue trois autres animaux, également un coq et deux poules.

Les six oiseaux en observation, achetés le même jour aux halles, faisaient partie d'un même arrivage et avaient été élevés ensemble dans la Vienne. Ils n'avaient pas atteint tout leur développement, étant âgés d'environ quatre à cinq mois, sans que je puisse davantage préciser ce point. Ils n'étaient pas de race pure et je m'attachai à les répartir également dans chaque lot suivant les similitudes extérieures que je pouvais distinguer. Ainsi, deux des poules avaient cinq doigts aux pattes, et l'une possédait même une petite huppe de plumes, caractères qui me semblaient provenir d'un ancêtre de race Houdan; j'en mis une de chaque côté. Deux autres poules plus volumineuses avec, aux pattes, quatre doigts seulement, furent également classées de part et d'autre.

La suite de l'expérience me montra que ces précautions étaient indispensables et, sans elles, aucune conclusion n'était possible.

Désignant par l'indice $_0$ les animaux granivores, j'avais un coq I_0, une poule à cinq doigts II_0, une poule à quatre doigts III_0. D'autre part, les animaux carnivores de la première génération étant désignés par l'indice $_1$, j'avais un coq comparable au précédent I_1, une poule à cinq doigts II_1, et une poule à quatre doigts III_1.

Après une année de régime carné exclusif, la poule III_1, comparée à la poule II_0, m'aurait montré un gésier *plus gros* que la poule granivore, résultat évidemment paradoxal, tandis que, comparée à la poule III_0, sa semblable, elle montrait une réduction notable.

Il fallait donc des mesures à la fois précises et critiquées;

toute comparaison vague avec un type général et abstrait étant aléatoire.

Ces précautions seraient moins utiles si l'on opérait sur de très grands nombres, les erreurs en plus ou en moins devant se fondre dans les moyennes. J'espérais que mes trois animaux carnivores successivement multipliés me fourniraient d'abondants sujets d'observations ; je fus déçu dans ce calcul pour la

Granivores	I_{0} ♂, II_{0}, III_{0}
1ères Carnivores	I_{1} ♂, II_{1}, III_{1}
2èmes Carnivores	I_{2} ♂, II_{2}, III_{+2}, IV_{2}, V_{+2}, VI_{2} ♂, VII_{2}, VIII_{2}
3èmes Carnivores	I_{3} ♂, II_{3}, III_{3}, V_{+3}, VI_{+3}, VII_{+3}, IV_{3} ♂, VIII_{3}
4èmes Carnivores	VI_{+4}, I_{+4}, II_{+4}, III_{+4}, IV_{+4}, V_{4}, VII_{4}
5èmes Carnivores	I_{5}, II_{+5}, III_{5} ♂, IV_{+5}
6ème Carnivore	I_{+6} ♂

FIG. 2. Tableau de descendance des animaux étudiés.

raison de la fécondité décroissante que j'ai déjà dite. Cependant j'eus un nombre de sujets suffisant pour être assuré, étant données les distinctions faites à l'origine, de n'avoir pas commis de lourdes erreurs, et je ne crois pas qu'aucune de mes conclusions puisse être infirmée par des études faites sur de plus nombreux animaux.

Le tableau ci-dessus (fig. 2) résume la similitude d'abord, puis la descendance réelle des animaux que j'ai étudiés.

Comme je supposais que, par lui-même, le régime carnivore devait introduire dans l'organisme des déchets plus abondants et moins éliminables, être en un mot plus toxique pour ces animaux que leur régime normal, je m'attachai à ne rien faire qui pût accroître cette toxicité. Je donnai aux animaux de la viande *fraîche*, prise chaque jour dans les *rognures de boucherie*, débarrassées ensuite soigneusement de toutes les parties tendineuses ou aponévrotiques de digestion difficile. C'était en somme une alimentation carnée de premier choix, certainement moins toxique que les résidus d'abattoirs ou d'équarrissage avec lesquels sont nourries bien des poules que l'on vend au marché.

Les animaux étaient, au reste, placés dans une vaste volière, close d'un grillage et par suite largement aérée, où ils pouvaient circuler, gratter le sol, voleter et percher ; le défaut d'exercice est donc hors de cause dans les résultats que nous exposerons. Le sol était nettoyé aussi minutieusement que possible et les conditions hygiéniques étaient des plus favorables.

D'ailleurs les animaux qui parvenaient à l'état adulte n'avaient aucunement l'air chétif ou réduit et le poids allait toujours en augmentant ainsi que l'on peut s'en convaincre par les moyennes suivantes relatives aux générations successives.

1938 gr. — 2118 gr. — 2307 gr. — 2360 gr. — 3057 gr. — 3037 gr.

Il s'agit de poules n'ayant qu'un an de vie et les derniers nombres atteints sont extrêmement forts.

Il est bien évident d'autre part qu'avec de pareilles variations de poids, s'élevant à plus de 30 %, toute comparaison en *valeur absolue* des dimensions ou des poids d'organes serait tout à fait illusoire. Il a fallu considérer en tous cas le rapport de chaque organe au poids de l'animal dans lequel il se trouvait pris et n'établir de comparaisons qu'entre ces rapports seulement.

La durée de chaque génération était réglée de la façon suivante. Le début, naturellement fixé à la naissance, sauf pour les premiers animaux mis en expérience, l'époque de la fin était choisie après une première manifestation complète de la vie adulte, c'est-à-dire après l'achèvement de la mue qui suit la

première ponte, événement traduit par une reprise accentuée de poids suivant une grande baisse. Comme les couvées successives n'éclosaient pas exactement à la même date, je repérai toutes les observations ou pesées faites sur le vivant d'après le nombre des jours de vie écoulés.

Ainsi que je viens de le dire, le poids des poules subit, au moment de la mue, d'énormes variations; j'aurais pu, en établissant les rapports des organes au poids total, trouver des nombres très peu comparables si je n'avais sacrifié les animaux exactement au même état physiologique. Cela était difficile à obtenir à coup sûr; aussi, pour éviter cette cause d'erreur, ai-je toujours pris pour tous les animaux comme *poids total étalon* le poids qui précédait immédiatement la baisse de la mue.

J'ai considéré également une autre catégorie de rapports. les rapports des organes au poids actif et cela peut être de quelque intérêt, spécialement pour les organes d'excrétion. Le poids actif était moins sujet à caution et s'obtenait facilement en prenant le poids total du jour de la mort et en le diminuant de la somme des poids de la graisse, des plumes, du squelette, préparé après chaque dissection.

Ces séries de nombres comparés entre eux, soit par les moyennes prises dans chaque génération, soit en suivant des couples effectivement descendus les uns des autres, m'ont donné les résultats que je vais exposer dans les chapitres suivants.

Les variations relevées ont trait à la modalité de la croissance, à l'excrétion urinaire et à l'organe rénal, au tube digestif considéré spécialement pour la variation de sa longueur totale, pour celle du gésier, du jabot, des cæcums, au squelette, à la ponte, à la fécondité, à la sexualité; au dimorphisme sexuel.

Enfin j'apporterai quelques contributions à la question si importante de la transmission des caractères acquis J'ai dû, sur ce dernier sujet, limiter mes projets par l'impossibilité où j'étais de sacrifier beaucoup de jeunes à différents âges, mais, vu la pénurie des documents que nous possédons sur la question, les moindres indications sont fort utiles.

CHAPITRE II

CROISSANCE ET AUTO-INTOXICATION

SOMMAIRE. — Courbes de croissance pendant les générations successives.— Données et échelles. — Essai théorique de J.-J. Deschamps sur les organismes unicellulaires. — Les courbes de croissance à point d'inflexion chez les Métazoaires. — Conclusions sur l'auto-intoxication permanente. — Généralité du résultat. — Déplacement du point d'inflexion vers l'origine dans les générations successives de poules carnivores. — La place du point d'inflexion critérium du degré d'intoxication.

Avant de contrôler la variation dans le détail de chaque organe, il est intéressant de jeter un coup d'œil sur l'ensemble des manifestations vitales pendant les générations successives et la considération du poids est un premier renseignement mesurable, qui traduit avec une grande fidélité l'état physiologique ou pathologique. Si le régime carnivore agit avec une toxicité plus grande on doit trouver la trace de ce phénomène dans la marche de la croissance.

A ne considérer que les poids maxima auxquels atteignent les animaux qui parviennent à l'âge adulte et qui, par suite, résistent le mieux, aucun résultat fâcheux ne se manifeste. Il semble même, comme je le disais au chapitre précédent, qu'il y ait bénéfice constant dans l'acquisition. C'est ce qui paraît découler du tableau suivant.

GÉNÉRATIONS	O	I	II	III	IV	V
Poids maxim. moyen..	.938 g.	2.118 g.	2.307 g.	2.360 g.	3.057 g. 5	3.037 g. 5
— maxim. des mâles..	2.544	2.458	2.852	2.900	3.650	3.650
— maxim. des femelles	1.635	1.933	1.944	2.001	2.465	2.425

Une conclusion pareille à la précédente serait évidemment trompeuse puisqu'elle ne tiendrait aucun compte ni des maladies survenues en cours de vie, ni des morts précoces, ni des arrêts de développement et qu'elle ne laisserait en rien prévoir l'extinction finale par stérilité. Il faut donc, si l'on veut retirer des phénomènes de croissance quelques documents significatifs, en étudier la marche avec une tout autre précision.

Ayant suivi le développement de plusieurs couvées de poulets,

j'ai recueilli leurs poids, tous les deux jours dans leurs premières semaines de vie, puis deux fois par semaine pendant une seconde période, et enfin seulement une fois par semaine. Les nombreuses données numériques fournies par ces pesées sont réunies dans l'*Appendice* qui termine ce mémoire.

Avec les nombres obtenus, il m'a été facile de construire des courbes. Pour la précision, je les ai d'abord faites à très grande échelle, comptant sur les abscisses 3 m/m pour un jour de vie et pour les ordonnées 5 m/m pour 10 grammes de poids. Les figures données dans les pages suivantes sont des réductions photographiques, toutes à la même échelle des courbes originales.

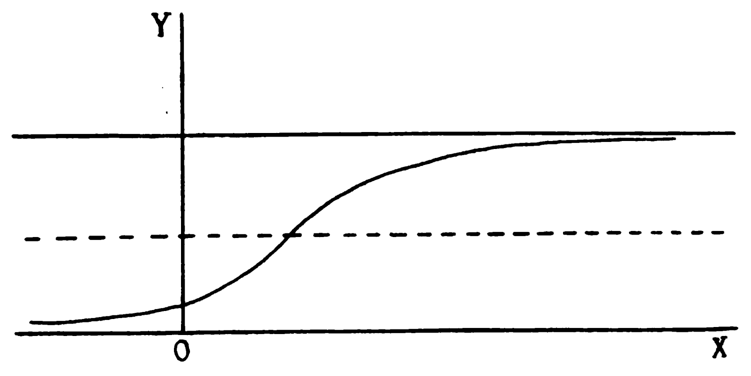


FIG. 3. Courbe théorique de croissance (J.-J. Deschamps)

On comprendra mieux leur étude détaillée si d'abord je rappelle que, dans un très intéressant essai, J.-J. DESCHAMPS (1) a tenté de prévoir par le calcul l'évolution d'une *espèce cellulaire unique* dans un milieu restreint où s'accumulent les produits de désassimilation. Les équations qu'il pose le conduisent, entre autres résultats, à représenter la nutrition limitée par l'inanition ou par l'auto-intoxication ou par les deux phénomènes à la fois à l'aide de la courbe ci-dessus.

La courbe est comprise entre deux asymptotes horizontales et possède un point d'inflexion à mi-hauteur entre les deux ; la

(1) Dr J.-J. DESCHAMPS. — Etude analytique du phénomène de l'auto-intoxication (*Bulletin de la Société des gens de Science*, 15 janvier 1902).

concavité est supérieure au début, inférieure à la fin. Dans les données de fait, on trouve déjà de semblables tracés pour l'accroissement de la levure de bière anaérobie ou normale. (DUCLAUX, D'ARSONVAL et GARIEL.)

La forme de ces courbes assimile la vie d'un protozoaire ou d'un protophyte à l'un quelconque des phénomènes qui se limitent eux-mêmes par l'état qu'ils créent, par exemple à celui de la dissolution.

Je me suis demandé dans quelle mesure ce graphique est applicable à la vie d'un métazoaire. *A priori*, le problème est embarrassant ; car, en même temps que se réalise la croissance par la multiplication cellulaire, une différenciation s'effectue aussi et l'on se rend difficilement compte de la façon dont ce dernier phénomène peut influer sur le poids, qui serait une bonne traduction du premier. Un œuf de poule n'augmente pas de poids pendant l'incubation et subit au contraire une légère diminution progressive, comme le montrent les données inscrites à l'appendice, ce qui est en partie dû à la perte par évaporation. Il semble donc que, toute seule, la différenciation ne se traduise pas à part par un poids. Je crois cette conclusion exacte pour la différenciation continue et progressive ; mais elle est en défaut dans le cas d'une différenciation brusque, d'une crise sexuelle par exemple.

Les courbes successives que j'ai obtenues sont disposées dans les pages suivantes (fig. 4, 5, 6, 7, 8, 9 et 10). La première et la troisième, relatives à la génération granivore originelle et à la première carnivore, ne sont pas complètes puisque j'ai mis en expérience des poulets achetés au marché et dont j'ignorais l'âge exact. Dans ces deux courbes l'axe *ox* est placé avec certitude, mais l'axe *oy* pourrait être transporté à droite ou à gauche de la position que je lui ai assignée. Aussi pour augmenter les données que je possédais, en même temps que pour les contrôler, y ai-je adjoint celles que CH. FÉRÉ a publiées. L'auteur en question a pris des pesées tous les jours, ce qui introduit de nombreux accidents de détail, traduits sur les courbes à grande

échelle par un tremblottement dans le trait, lequel au reste disparaît presque sur les courbes réduites. Inutile de dire que j'ai construit ces courbes à la même échelle que les miennes et qu'elles ont subi la même réduction (1).

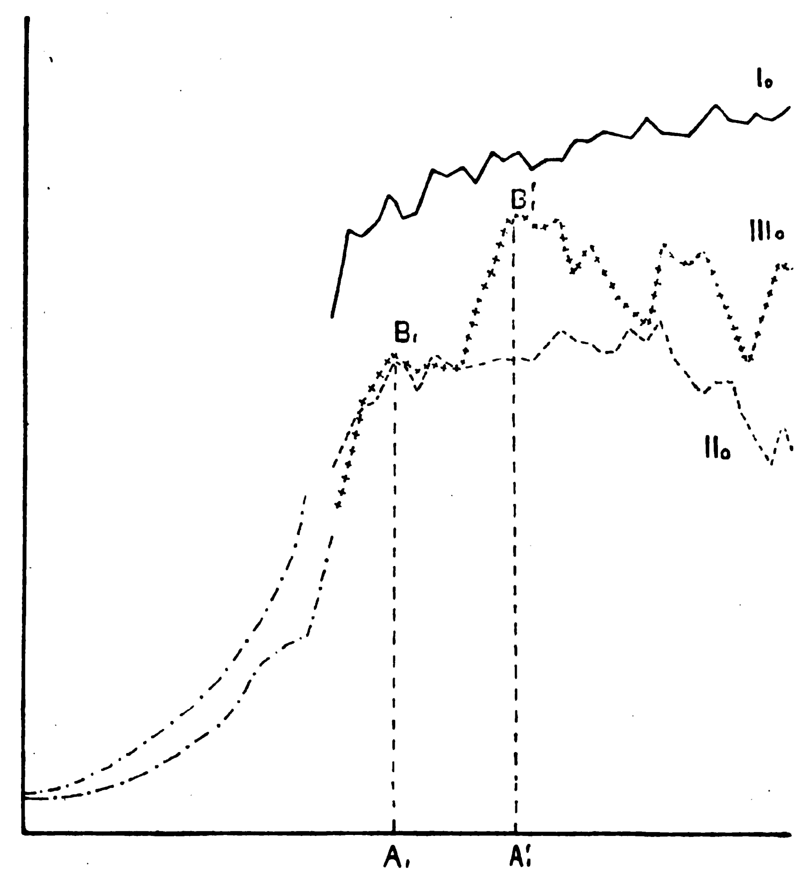


Fig. 4. Courbes de croissance des poules granivores.

Relativement à tous ces tracés, j'avais des documents suffisants pour les pousser plus loin vers la droite ; mais l'inconvénient de trop réduire les figures, afin de les faire tenir dans une page, m'a conduit à supprimer les parties où le poids ne fait

(1) Ch. Féré. — Note sur la croissance des Poulets (*Journal de l'Anatomie et de la Physiologie*, 1901).

plus qu'osciller suivant les circonstances, pontes, mues, etc., et gagne insensiblement une limite horizontale qu'il ne dépasse pas.

Par leur allure générale les divers graphiques sont rigoureu-

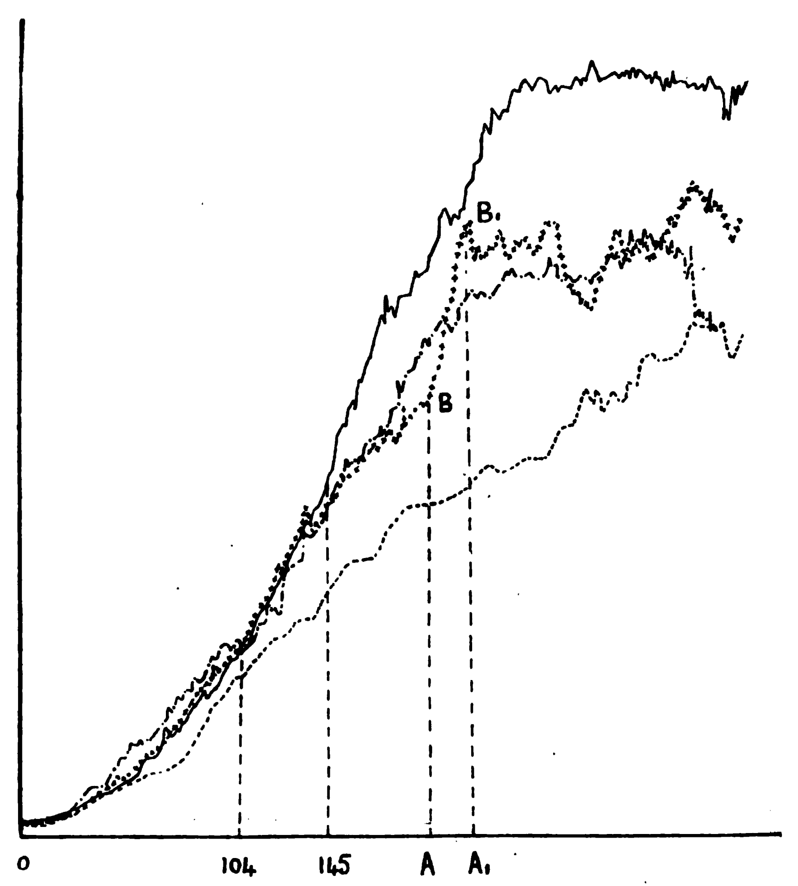


FIG. 5. Courbes de croissance de poules ordinaires d'après les nombres de C. Féré.

sement comparables. Débarrassées des accidents régionaux, qui ont aussi une signification et dont nous parlerons en temps utile, les courbes sont conformes à celles que DESCHAMPS a calculées pour la croissance d'un être unicellulaire en inanition ou intoxiqué.

Le métazoaire, de son côté, étant un être de taille limitée,

peut être conçu, différenciation à part, comme un protozoaire qui se développe dans un espace restreint et la multiplication cellulaire, l'accroissement de substance, s'effectue dans un cas et dans l'autre suivant la même loi. Or les courbes de DESCHAMPS

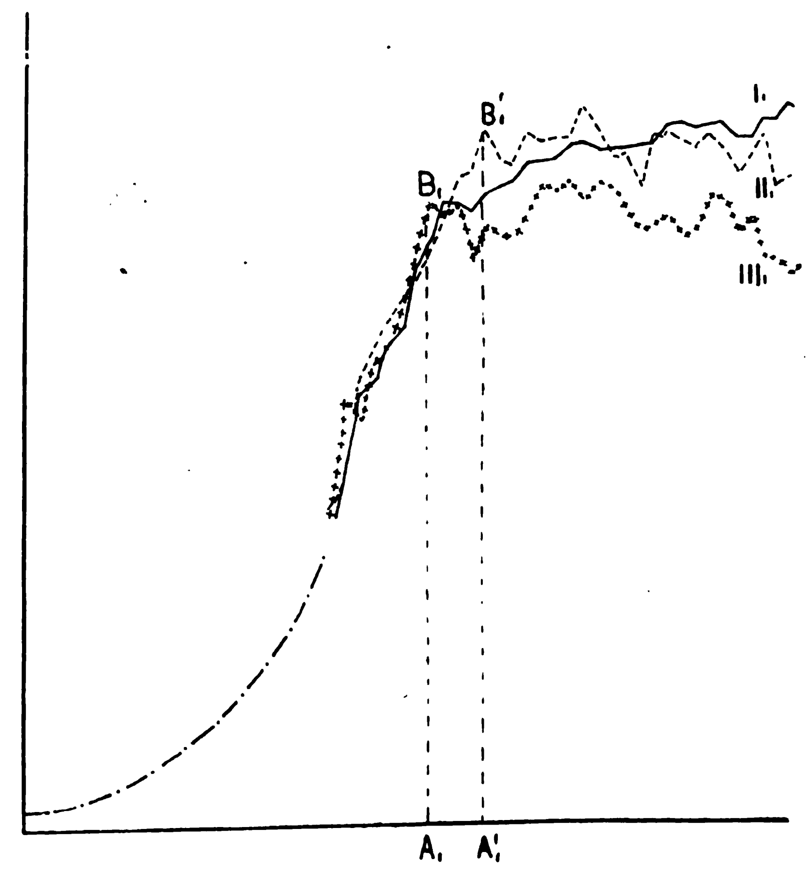


FIG. 6. Courbes de croissance de la première génération carnivore.

pouvaient traduire soit l'inanition, soit l'intoxication, soit les deux. Laquelle de ces deux circonstances joue le rôle capital et se traduit dans la forme des courbes que nous avons tracées ?

Pour les animaux que nous avons étudiés en particulier, abondamment nourris, il ne saurait être question d'inanition et,

pour les animaux en général, l'inanition est un phénomène accidentel, on peut presque dire rare. Il en est tout autrement

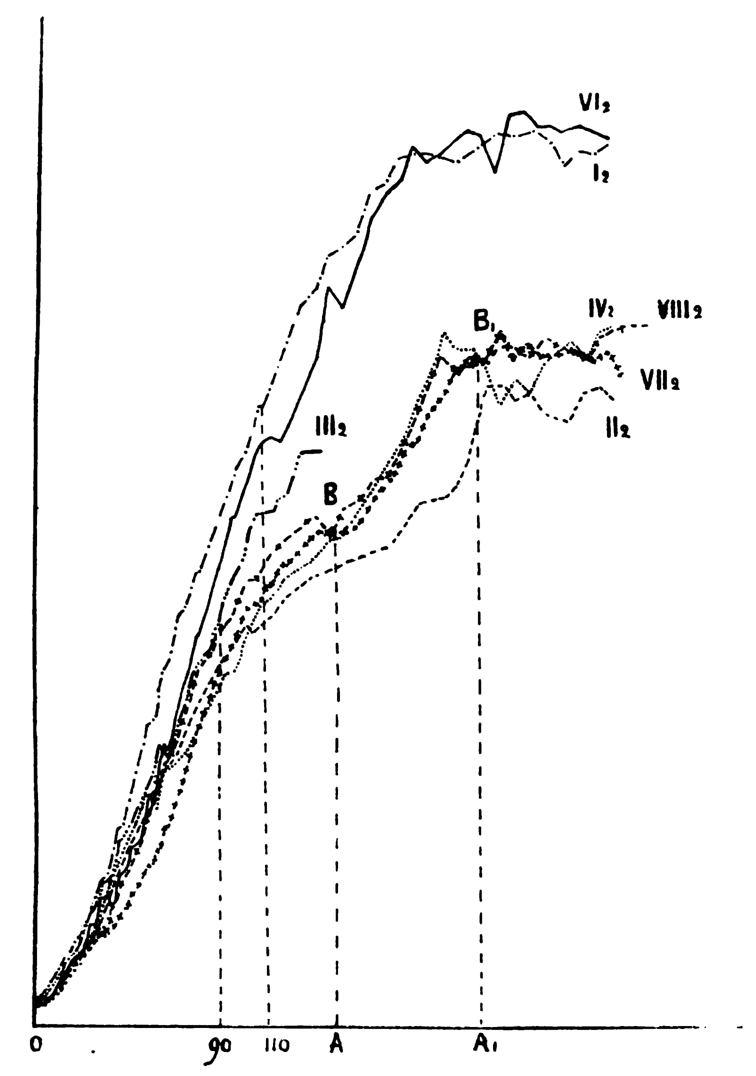


FIG. 7. Courbes de croissance de la seconde génération carnivore.

de l'auto-intoxication. Non seulement, comme le dit BOUCHARD, qui a tiré de cette notion un si grand parti, l'auto-intoxication est *toujours imminente*, mais elle est *permanente* ;

elle est non seulement humaine, mais universelle. C'est une

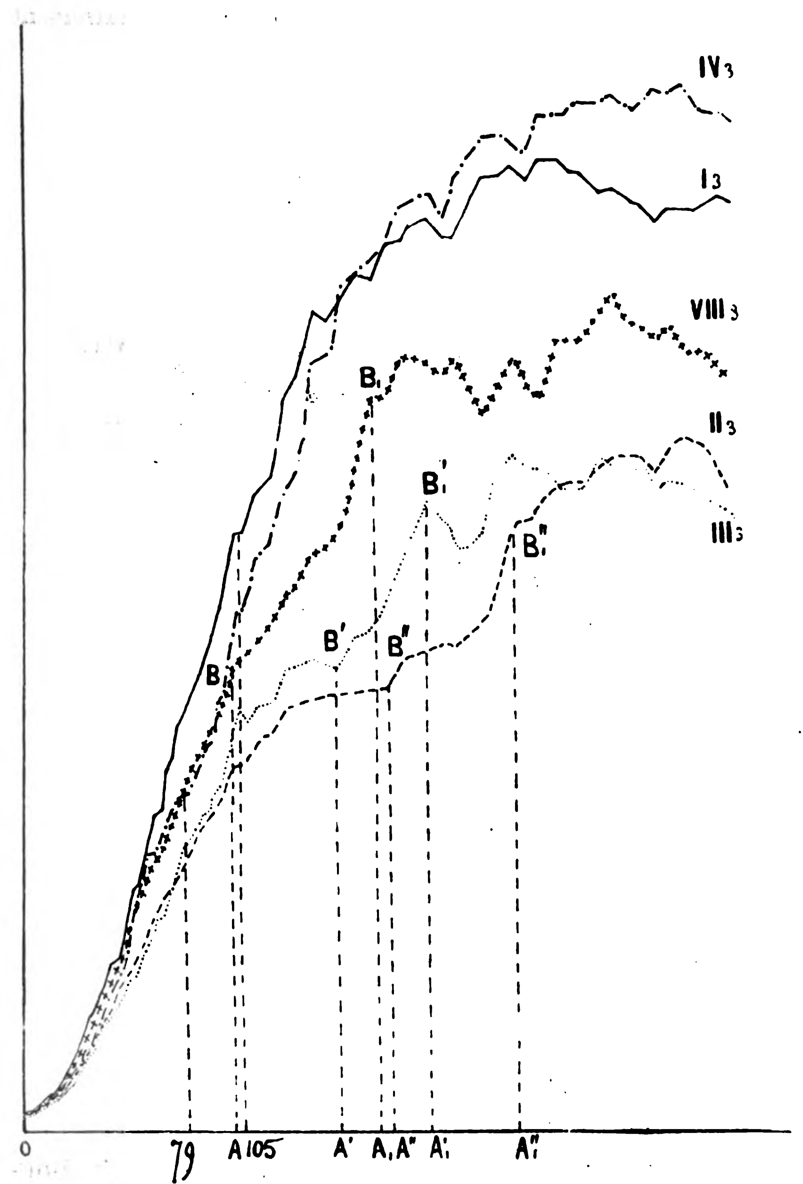


Fig. 8. Courbes de croissance de la troisième génération carnivore.

condition de la vie chez les métazoaires ; c'est elle qui, avec la

pesanteur et plus que celle-ci sans doute, limite leur croissance.

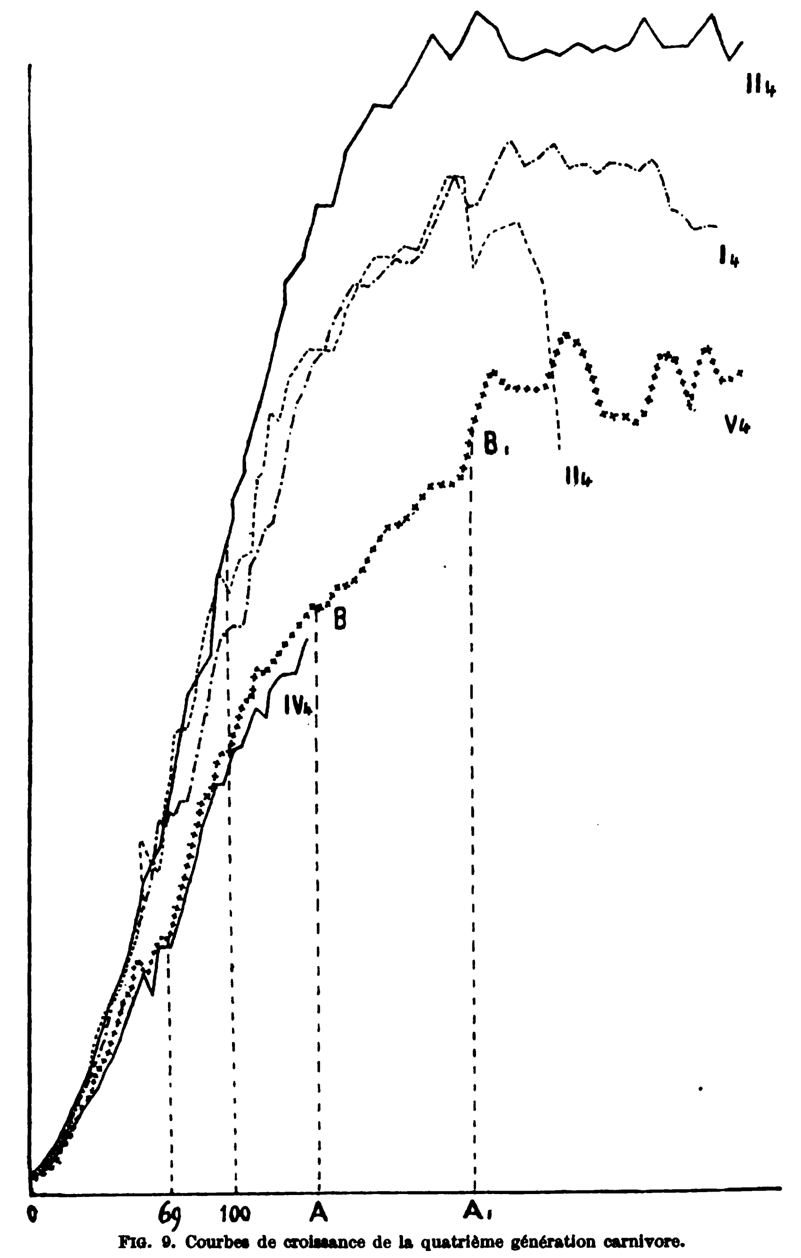


Fig. 9. Courbes de croissance de la quatrième génération carnivore.

Elle doit être comptée comme une cause primordiale, toujours

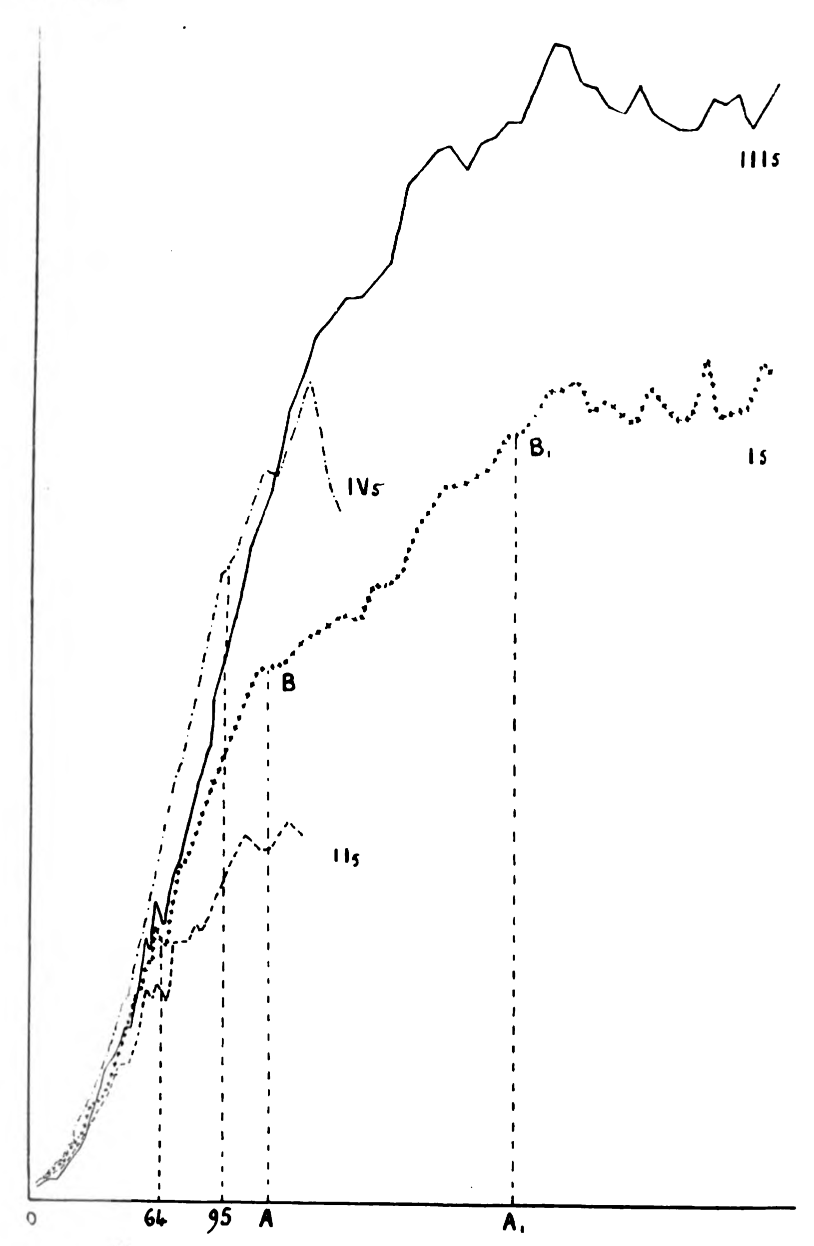


FIG. 10. Courbes de croissance de la cinquième génération carnivore.

présente, non seulement dans les états pathologiques, mais dans tous les phénomènes physiologiques et morphologiques.

Je voudrais insister pour éviter une équivoque. Il ne s'agit pas seulement ici d'une conclusion valable pour l'auto-intoxication *particulièrement accentuée* des animaux *déterminés* que j'ai soumis à un régime *spécial*. Je dis que la forme des courbes de croissance ainsi définie « concavité d'abord supérieure, point d'inflexion, concavité inférieure, tendance terminale à l'horizontale » est applicable à tous les animaux et qu'elle a pour déterminisme l'auto-intoxication universelle.

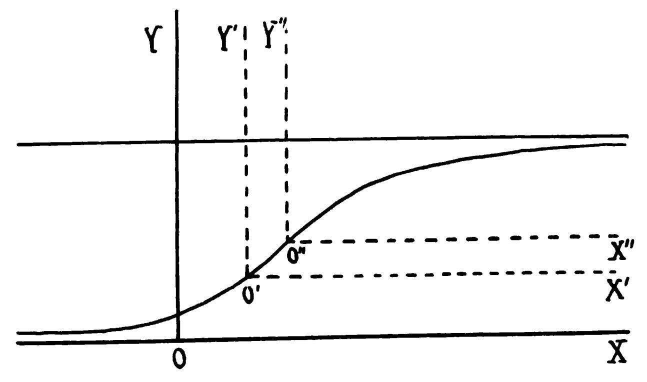


Fig. 11. Positions possibles de l'origine sur la courbe générale de croissance.

La seule chose qui puisse varier sur la courbe est le point d'origine et ceci, sans doute, est capable de donner des résultats qui paraissent tellement différents que l'on ne songerait aucunement à les relier *a posteriori* si l'on n'avait d'abord la vision d'ensemble *a priori*.

Suivant en effet que l'origine est en 0, 0' ou 0'' (fig. 11) les mesures directes donneraient les trois courbes représentées à la page suivante.

Spécialement la dernière (fig. 14), avec une seule courbure et qui s'applique à la croissance de l'homme, pourrait paraître sans rapport avec les deux précédentes. La seule différence qu'il y ait entre elles est cependant que le point d'inflexion est de plus en plus rapproché de l'origine et passe même au delà. Or, les courbes

que j'ai construites dans diverses générations successives montrent avec précision qu'une pareille indication graphique signifie seulement un *accroissement particulier* de l'auto-intoxication universelle.

Etablissons successivement les diverses propositions que nous venons d'énoncer.

Les courbes, dans leur allure générale, ne s'appliquent pas seulement aux poules carnivores, puisque celles que j'ai construites avec les nombres de FÉRÉ relatives à des poules communes ne présentent avec les miennes aucune différence.

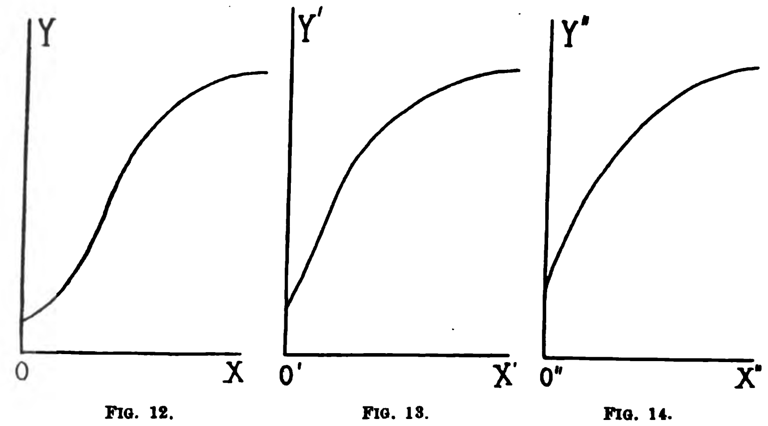


FIG. 12. FIG. 13. FIG. 14.

Formes particulières des courbes de croissance dues aux positions diverses du point d'inflexion par rapport à l'origine.

Les courbes ne s'appliquent pas seulement aux poules, ni même aux oiseaux. Par exemple des mesures faites en mer avec méthode et ingéniosité ont permis de tracer pour la croissance de la plie (*Pleuronectes platessa*), qui est un poisson pleuronecte, des courbes exactement semblables (1).

Chez certains mammifères peu différenciés, il en va de même tout à fait. Mlle STÉFANOWSKA (2) a obtenu pour la souris des courbes semblables aux miennes, mais à point d'inflexion rela-

(1) A. CLIGNY. — Croissance de la Plie (*Annales de la Station aquicole de Boulogne-sur-Mer*. Nouv. série, T. I, 1905, p. 115).

(2) STÉFANOWSKA. — Note sur la croissance de la Souris blanche (*C. R. Ac. Sc.*, 1903).

tivement précoce. La croissance de l'homme se fait suivant une courbe à concavité toujours inférieure. Le point d'inflexion est en deçà de l'origine et paraît, d'après les données que l'on possède sur les poids du fœtus, se placer au septième mois de la vie utérine (1).

Et non seulement la loi se vérifie pour les formes entières mais aussi pour la croissance des organes étudiés séparément, ainsi que le montrent les graphiques construits par MÜHLMANN (2) avec des moyennes et s'étendant, pour l'espèce humaine, depuis la naissance jusqu'à 90 ans.

Sur les animaux inférieurs, je ne connais pas de documents ; mais je suis convaincu que la croissance doit s'accomplir d'une façon identique. Si toutefois des exceptions graves, autres que des flexions de différenciation, analogues à celles dont je vais parler tout à l'heure, venaient à se présenter, elles poseraient certainement de curieux problèmes en physiologie comparée.

S'il est bien vrai, comme nous en avons émis l'idée, que la forme des courbes de croissance n'est que la traduction de l'intoxication normale des organismes métazoaires, tout accroissement de l'intoxication doit avoir un retentissement sur les coordonnées du point d'inflexion, qui est la plus manifeste caractéristique de ces courbes. C'est exactement en effet ce qui se produit ainsi qu'en témoigne le tableau suivant.

	POINT D'INFLEXION DES MALES	POINT D'INFLEXION DES FEMELLES
	—	—
Génération granivore	145e jour	104e jour
1re Carnivore	»	»
2e Carnivore	110e jour	90 jour
3e Carnivore	105e —	79 —
4e Carnivore	100e —	69 —
5e Carnivore	95e —	64e —

(1) Voir les graphiques de C. HENRY et L. BASTIEN (*Assoc. franç. pour l'avancement des Sciences*. Congrès de Grenoble 1904, p. 798).

(2) MÜHLMANN. — Das Wachstum und das Alter (*Biolog. Centralblatt*, 1901, p. 814).

Je n'ai pu utiliser pour cet objet mes deux premières courbes (fig. 4 et 6) dont la courbure initiale est tracée après coup, sans prétendre à aucune précision et seulement pour inspirer le sentiment de la forme générale. J'ai donc pris pour la génération granivore le point d'inflexion sur la courbe construite avec les pesées de FÉRÉ ; tous les autres nombres viennent des courbes faites sur mes données.

Ces résultats sont hautement démonstratifs et ne laissent pas la moindre place au doute.

Cependant, avant de retirer une conclusion de cette importance il faut être bien certain qu'il ne saurait y avoir aucune hésitation sur la place du point d'inflexion.

Il est d'abord tout à fait remarquable que ce point trouve place rigoureusement au même jour pour tous les mâles d'une même génération et, pour les femelles, à un autre jour qui est aussi le même pour elles toutes.

Pour les mâles, on peut voir (fig. 7) les courbes qui figurent la croissance de trois de ces animaux présenter toutes un petit plateau au 110e jour. Sans doute, chacune montre çà ou là un autre plateau ou même une petite dépression ; mais c'est le seul endroit où le fait se manifeste à la fois, c'est-à-dire sur une même ordonnée pour les trois courbes. Et comme d'autre part ces plateaux sont dans la région que le sentiment de la continuité désigne pour contenir le point d'inflexion, les deux circonstances déterminent celui-ci d'une façon parfaite.

Il en est de même (fig. 8) où les courbes de deux coqs présentent toutes deux un accident net dans la région du point d'inflexion.

Les indications précises ne sont pas toujours aussi complètes et, par exemple (fig. 9) deux coqs seulement sur trois montrent avec évidence le point d'inflexion, sans du reste que la troisième courbe y contredise. Il en est encore ainsi (fig. 10) ou un coq sur deux accuse nettement un point d'inflexion, qui satisfait aussi à la deuxième courbe.

Pour les femelles, il est un peu plus difficile de dégager la

continuité d'ensemble des petites flexions accidentelles. Il convient de mettre d'abord hors de cause un grand relèvement marqué AB, A_1, B_1, sur les courbes de femelles. On le voit sur toutes sans exception, mais il n'est pas rigoureusement fixé à une date unique pour toutes les femelles d'une même génération ; il y a de légères variations individuelles. Quoi qu'il en soit, ce relèvement général qui détermine deux points d'inflexion accessoires traduit la préparation de la ponte.

Avant qu'il ne se produise, la courbe a déjà une concavité inférieure. Le point d'inflexion principal de la croissance est donc déjà franchi ; il faut le chercher plus à gauche et faire abstraction en ce moment de la déformation due à la différenciation brusque et considérable d'une ponte exagérée progressivement depuis des siècles par la domestication. Nous reviendrons ultérieurement sur cette question de la ponte et n'en parlons ici que dans la mesure convenable pour en dégager les phénomènes normaux de la croissance.

Ces précautions prises, on arrive à trouver le point d'inflexion des femelles avec autant de sûreté que celui des mâles et on rencontre facilement parmi les accidents qui appellent l'attention celui qui convient à toutes les courbes à la fois.

Résumons brièvement nos conclusions les plus générales :

Les courbes de croissance typiques contiennent un point d'inflexion remarquable et leur forme est due à l'auto-intoxication absolument générale chez les organismes métazoaires.

Une auto-intoxication plus accentuée a pour effet, ainsi que le montrent avec précision les mesures, de rapprocher le point d'inflexion de l'origine.

On peut raisonnablement conclure qu'un point d'inflexion tout près de l'origine, ou à l'origine même et, *a fortiori*, en deçà de l'origine, indique une auto-intoxication plus accentuée encore. Celle-ci se traduit sur la croissance, dans le cas ultime, par une courbe à concavité toujours inférieure. Un chapitre ultérieur nous apportera des concordances avec cette prévision.

CHAPITRE III

VARIATIONS DE L'EXCRÉTION URINAIRE ET DU REIN VARIATIONS DU FOIE ET PRODUCTION DE MÉLANINE

Sommaire. — L'excrétion urinaire chez les oiseaux. — L'azote des excreta solubles pris comme *signe* de la fonction. — Croissance progressive puis décroissance de ces produits. — Courbes de variation des excreta azotés solubles aux diverses générations. — Caractères généraux de ces courbes ; modification de ceux-ci. — Variation de l'organe rénal. — Croissance et régression. — La loi de croissance poursuivie conduit au type carnivore. — Variation du foie identique à celle du rein. — Les réserves graisseuses. — Production de mélanine dans le péritoine et variation de ce pigment. — Continuité ou discontinuité de l'évolution. — Intoxication expérimentale, résistance des espèces dans la nature.

Nous avons admis, conformément au reste à l'opinion courante, qu'un régime carnivore substitué à un régime granivore accroit l'auto-intoxication. Nous allons maintenant en donner des preuves directes.

Dans une expérience portant sur un changement de régime. l'étude de l'excrétion doit certainement être au premier plan. Bien que mon but fût surtout de rechercher les variations morphologiques capables de faire comprendre les changements de forme dont l'ensemble a constitué l'évolution, je n'ai pas pu me désintéresser de la modification des fonctions.

L'étude de l'excrétion urinaire chez les oiseaux est particulièrement difficile et ne peut être faite avec une entière précision que par un physiologiste professionnel doublé d'un chimiste. Aussi n'ai-je pas songé à traiter intégralement le sujet. J'ai voulu seulement suivre un phénomène facile à mesurer et qui fût comme un *signe* de la fonction, assez semblable à lui-même d'ailleurs pour traduire suffisamment, quoique partiellement, l'état de l'organisme au point de vue excréteur.

L'urine des oiseaux, émise avec les excréments, est, comme on le sait, très riche en acide urique et en urates ; elle contient en revanche très peu d'urée et de sels ammoniacaux. S'il est facile de déceler l'acide urique et les urates, il est long et difficile de les doser avec certitude et je ne pouvais guère songer à l'analyse de ces produits surtout pour la répéter 160 fois, ce qui est le nombre des mesures que j'ai effectuées sur l'excrétion.

Pour suivre la variation il s'agissait moins, en effet, d'avoir des analyses complètes que des analyses nombreuses, à la condition bien entendu que la partie choisie pour l'analyse demeurât comparable à elle-même.

J'ai opéré de la façon suivante. Les poules étant le soir remontées sur leur perchoir, je faisais disposer au-dessous de larges plaques de verre bien horizontales. Les excréments de la nuit s'y accumulaient ; très secs pour les poules granivores et ne laissant couler aucune goutte du liquide qui les imbibait, ils étaient beaucoup moins consistants chez les oiseaux carnivores et s'entouraient d'une zone liquide, d'un jaune doré, qui souvent même coulait en rigoles. Les substances reprises sur chaque plaque par 200 cc. d'eau distillée étaient remuées puis filtrées. On recueillait un liquide jaune ressemblant pour la pigmentation à l'urine des mammifères et d'ailleurs plus foncé chez les carnivores que chez les granivores.

J'obtenais ainsi les produits solubles et filtrables et, parmi eux, l'urée qui pouvait exister et les sels ammoniacaux, très peu d'acide urique, en raison de la faible solubilité de celui-ci. Je faisais ensuite agir sur la solution l'hypobromite de soude qui décomposait l'urée certainement et les sels ammoniacaux dissous en même temps. Le dosage de l'azote donnait une mesure des produits excrétés solubles ; c'est la variation de cette mesure que j'ai suivie. La faible quantité d'acide urique dissous, si toutefois elle intervient pour donner un peu d'azote, est une constante dont il n'y a pas à se préoccuper dans une étude de variation ; il s'agit toujours en effet de *la même* petite quantité capable de saturer à froid 200 cc. d'eau. Les albuminoïdes provenant des résidus du tube digestif ne cédaient pas leur azote par l'hypobromite et ne troublaient pas les mesures malgré leur présence probable.

Les analyses étaient faites d'abord de temps en temps, sans régularité ; puis, quand je m'aperçus des larges variations dont était susceptible l'émission de ces produits azotés solubles chez un même groupe d'animaux, suivant l'époque de la vie, je les

effectuai régulièrement tous les 15 jours. Les nombres mesurés se trouvent réunis en tableaux à l'appendice; j'en extrais pour le moment les résultats généraux suivants.

ANIMAUX			AZOTE DES EXCRETA SOLUBLES en centimètres cubes par jour et par kilogramme		ÉQUIVALENCE EN GRAMMES D'URÉE par jour et par kilogramme	
Génération	Granivore.		22 cc. 76		0 gr. 061	
1re	»	Carnivore.	57 cc. 97		0 gr. 161	
			α	6	α	6
2e	»	»	57 cc. 72	62 cc. 63	0 gr. 155	0 gr. 168
3e	»	»	55 cc. 72	62 cc. 95	0 gr. 149	0 gr. 169
4e	»	»		78 cc. 38		0 gr. 210
5e	»	»		57 cc. 03		0 gr. 153

Les nombres inscrits dans ce tableau représentent les *moyennes* obtenues à la fin de chaque génération, à l'aide de toutes les données mesurées pendant l'année. On peut de là retirer plusieurs enseignements.

Considérons seulement d'abord la colonne exprimant l'azote en centimètres cubes. Le premier fait à retenir est que le brusque changement de régime a augmenté considérablement et presque triplé d'un seul coup l'excrétion des produits azotés solubles. C'est le même résultat qui se produirait chez les mammifères relativement à l'urée. Nous verrons aussi pour beaucoup d'organes la variation morphologique se présenter presqu'avec toute son ampleur au moment précis où l'on introduit la cause modificatrice.

Dans la seconde et la troisième générations carnivores il y a deux groupes d'animaux, descendant respectivement des deux femelles de la génération précédente et ayant d'ailleurs un père commun. Dans le groupe α, situé à gauche, l'excrétion des produits azotés solubles non seulement ne continue pas à croître

mais même régresse légèrement. Aussi cette lignée s'éteint rapidement, non par mort des individus, mais par stérilité des œufs.

La lignée β, dont les mesures sont inscrites à droite des précédentes, continue à progresser pendant les 2e, 3e et 4e générations. Arrivée à ce terme, elle régresse aussi à la 5e génération et, dès lors, les œufs ne se développent plus.

Ce résultat très remarquable nous montre donc que si les oiseaux adaptés au régime carnivore diffèrent des granivores par des traits qui ont frappé tout d'abord et relatifs au bec, aux serres, au gésier, etc., la véritable caractéristique de leur évolution n'a pourtant été rien de cela qui devait se faire très facilement ; mais elle a consisté surtout en une résistance rénale particulièrement développée, progressivement acquise sans doute par un passage gradué d'un régime à l'autre et non par une saute brusque comme celle que j'ai réalisée. Nous vérifierons au reste cette conclusion en étudiant un peu plus loin les variations du rein lui-même.

Dans la seconde colonne du tableau précédent, j'ai inscrit l'équivalence de l'azote mesurée en grammes d'urée. Sans prétendre que tous les produits azotés solubles soient exclusivement de l'urée, ce calcul nous permet une comparaison approximative avec les mammifères dont l'excrétion soluble est en majeure partie de l'urée. L'azote fourni par les poules ordinaires équivaudrait en moyenne à 0 gr. 06 d'urée par jour et par kilogramme d'animal, c'est-à-dire à une quantité dix fois moindre que celle attribuée à l'homme dans les mêmes conditions. Nos mesures sont donc bien comparables à celles qui ont été déjà données pour les oiseaux et qui accusent une très faible quantité d'urée.

Le régime carné qui augmente notablement la production des excreta azotés solubles n'amène jamais ceux-ci, même à leur maximum, à être équivalents à la quantité contenue dans l'urée des mammifères. Le maximum en effet, à la 4e génération, correspondrait à 0 gr. 2 d'urée par jour et par kilogramme et serait encore trois fois moindre que la production de l'homme normal.

Les mesures que nous avons effectuées varient, comme nous

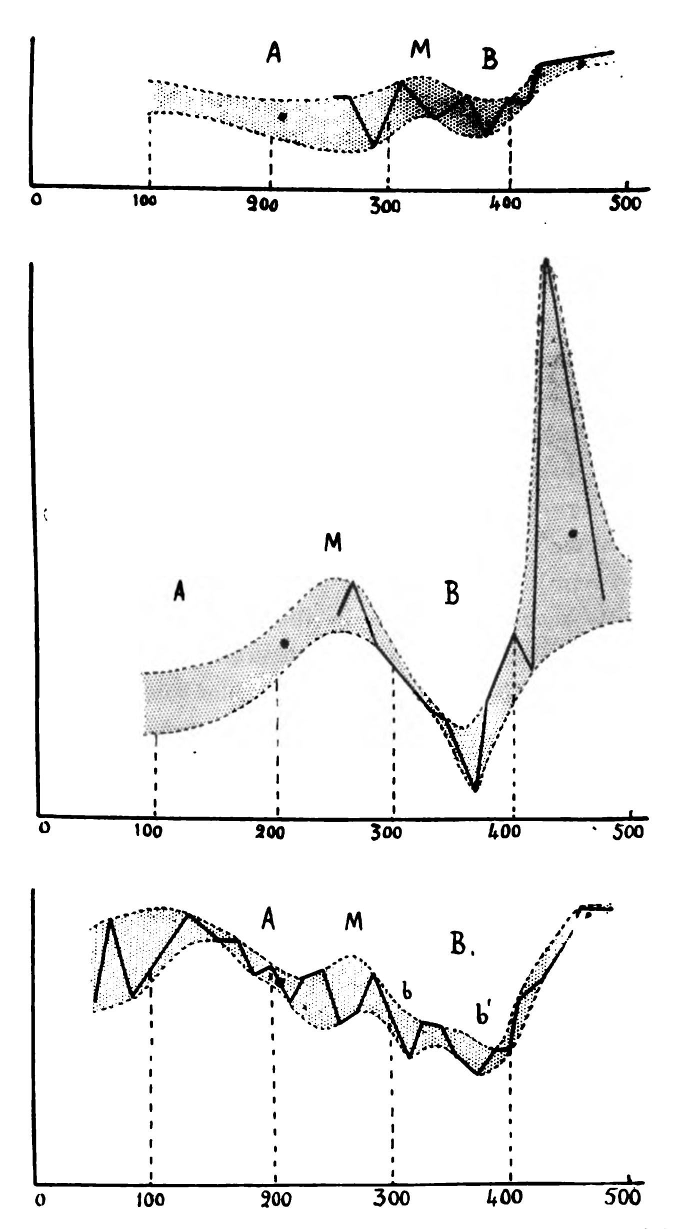


Fig. 15. **Variations de l'azote des excreta solubles au cours de l'année pour la génération granivore et les deux premières carnivores.**

le verrons, dans le même sens que toutes les variations suivies

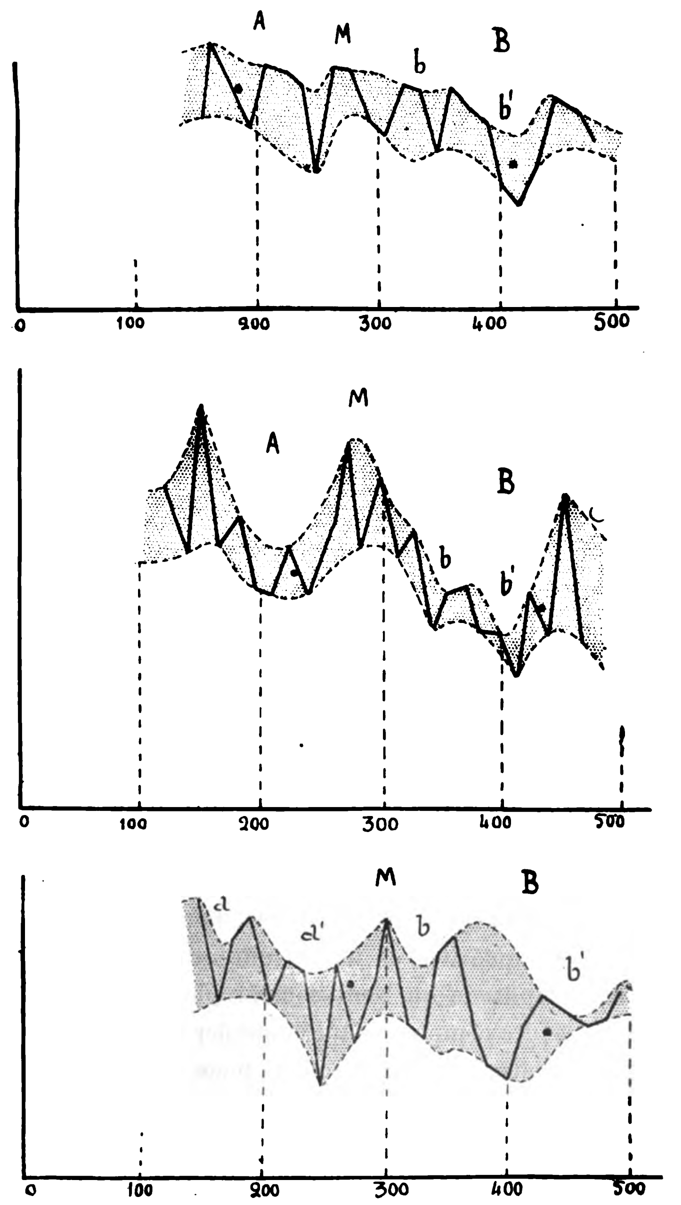


FIG. 16. Variations de l'azote des excreta solubles au cours de l'année pour les troisième, quatrième et cinquième générations carnivores (série β).

d'autre part et nous donnent une série intéressante dans son ensemble. L'étude du phénomène dans son détail nous montre mieux encore qu'il traduit un *aspect* de la vitalité générale, aspect remarquablement uniforme dans ses grandes lignes et dont les modifications secondaires correspondent justement aux variations que les organismes subissent au cours de cette longue expérience.

J'ai construit en effet, à chaque génération, une courbe pour figurer la quantité d'azote contenue dans les produits excrétés solubles. Le temps compté sur les lignes horizontales est représenté par 1 m/m pour 2 jours de vie ; les quantités d'azote sont portées en ordonnées de longueur proportionnelle aux nombres de centimètres cubes. Pour préciser, j'ai compté 1 m/m pour chaque quantité d'azote correspondante à un centigramme d'urée par kilogramme d'animal au jour de la mesure.

On comprend sans peine que cette figuration en urée ne préjuge en rien que l'excrétion soit vraiment toute de l'urée et, si cela n'était pas, la courbe n'en serait en rien modifiée. Ce n'est qu'une question *d'échelle* et, comme celle-ci est arbitraire, il n'y a pas de question du tout. Les courbes qui sont représentées fig. 15, 16, 17 ont toutes subi la même réduction photographique.

Les points directement relevés sur un papier quadrillé ont été joints deux à deux par les traits continus qu'on voit sur les dessins. On a obtenu ainsi un graphique extrêmement oscillant qui prouve que l'excrétion des produits solubles est susceptible d'assez grandes variations journalières. Cependant ces tracés, malgré leurs irrégularités de détail, offrent des oscillations de plus grande amplitude qui sont comparables entre elles.

Pour s'en rendre compte, il faut simplifier les graphiques, non d'une façon arbitraire, bien entendu, mais de la manière suivante. Joignons dans chaque courbe tous les *maxima* par un trait que le sentiment de la continuité impose et faisons de même pour tous les *minima*. Nous obtenons sur chaque figure deux nouvelles courbes dessinées en traits interrompus. L'aire com-

prise entre ces deux courbes et couverte d'une demi-teinte représente très exactement l'excrétion des produits azotés solubles. Les points déterminés par des mesures aussi fréquentes que possible, journalières par exemple, tomberaient dans son intérieur. C'est l'aire minima qui peut les contenir tous.

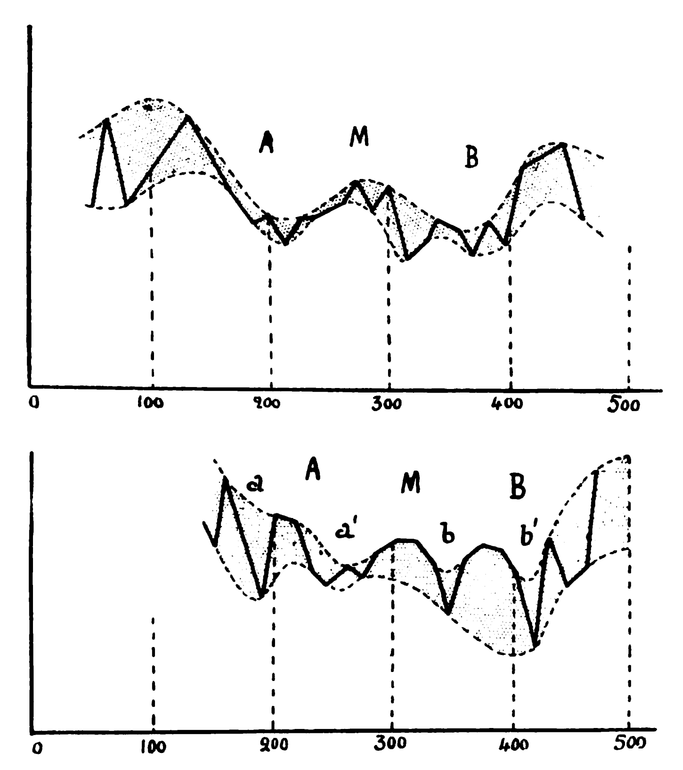


FIG. 17. Variations de l'azote des excreta solubles au cours de l'année pour la seconde et la troisième générations carnivores (série α).

Relativement aux deux premières générations, les mesures ont été commencées plus tardivement que pour les autres ; l'aire a été néanmoins poursuivie à gauche telle que l'indiquait la continuité et aussi cette circonstance, connue et d'ailleurs vérifiée par mes recherches, que l'azote excrété dans la période de jeunesse est proportionnellement plus abondant que dans l'âge adulte. De plus, la première génération carnivore ayant été

granivore dans son jeune âge, il convenait de poursuivre la courbe en lui faisant gagner le niveau indiqué par la génération précédente à l'âge correspondant.

Cela étant, comparons les aires entre elles ; ce sera beaucoup plus facile à réaliser que sur les courbes initiales à multiples oscillations.

On est d'abord frappé de ceci que l'aire relative à l'excrétion des produits azotés solubles chez la génération granivore s'oppose à l'ensemble de toutes les aires semblables des générations carnivores ; elle est en effet peu élevée, peu accidentée et presque horizontale chez les granivores, à tout le moins relativement aux autres.

Cependant, pour les présenter à un moindre degré, cette aire montre les mêmes accidents généraux que toutes les autres, à savoir : deux grandes vallées marquées A et B sur les figures, séparées l'une de l'autre par un maximum important M.

La première génération carnivore offre ces accidents généraux à un degré extraordinairement accentué et plus fortement que toutes les générations suivantes. C'est encore une marque du bouleversement fonctionnel qui se traduit aussi par d'importants changements organiques.

Le point M correspond à l'établissement régulier de la ponte chez les femelles et se place à peu près au 1/4 de la durée de cette fonction. A titre de repères, nous avons figuré à chaque génération le premier et le dernier œuf par un point assez gros, placé à la date qui lui correspond exactement s'il n'y a qu'une femelle, d'après la moyenne, s'il y en a deux qui ont commencé leur ponte à des jours différents. Le maximum que nous considérons existe donc à l'époque de la pleine maturité adulte.

	P_0	P_1	P_2	P_3	P_4	P_5
Jour de vie correspondant au maximum *M*	325e	250e	(β) 268e (α) 292e	(β) 270e (α) 312e	278e	298e

La date à laquelle tombe le maximum est intéressante à considérer. Soient P_0, P_1, P_3, etc. les générations successives, on établit relativement à cette donnée le tableau qui précède.

Dans la génération granivore, le maximum considéré est très tardif relativement aux carnivores ; mais, comme les oscillations sont en ce cas de faible amplitude, il n'y a pas de comparaison bien nette à établir entre les deux séries. Comparons seulement les carnivores entre eux. Il est en ce cas évident que la date pour le maximum relatif à l'azote des produits excrétés solubles recule à une époque de plus en plus tardive de la vie. Nous pouvons d'autant mieux penser que ce recul est un témoignage d'intoxication croissante que, dans les générations P_2 et P_3, les groupes α, plus intoxiqués et devenus stériles deux générations plus tôt que les autres sont, au point de vue qui nous occupe, en retard très marqué sur les générations β contemporaines.

Il semble toutefois y avoir une contradiction entre l'époque tardive du maximum dans la génération normale et la fâcheuse indication de son retard croissant chez les générations intoxiquées. On peut néanmoins se rendre compte que, dans la génération granivore, l'organisme, à peu près régulièrement débarrassé des déchets qu'il fabrique, ne ressent que faiblement et tardivement l'excitation toxique qui pousse au maximum d'élimination. Chez les carnivores au contraire, la poussée éliminatoire *doit* se faire plus vive et plus prompte et, si elle tarde, c'est fatigue et paresse du rein et non pas retour à un équilibre primitif vers lequel l'organisme ne doit plus tendre puisque tout est changé.

L'intérêt de cette remarque ne pourra entièrement ressortir qu'avec l'étude d'autres fonctions, en particulier de la ponte ; pour le moment contentons-nous de noter le phénomène avec sa précision.

Nous venons de parler des deux vallées A et B et du point M qui les sépare ; il est temps de dire qu'elles ne se présentent pas avec la même évidente netteté chez toutes les générations. En particulier la vallée B arrive à être retaillée en deux vallées

secondaires *b* et *b'* et A en deux autres *a* et *a'*. Cette dernière indication n'est réalisée qu'à la fin de l'évolution quand la variation ne peut plus se poursuivre ; mais *b* se montre progressivement, d'abord très faible et bien moins accusée que la dépression *b'* puis finissant par être à égalité avec celle-ci.

Au dernier moment, P_5, la surface symbole de l'excrétion des produits azotés solubles a pris une allure plus uniformément horizontale ; elle est aussi uniformément plus épaisse, ce qui indique dans l'excrétion des oscillations plus fréquentes et plus amples, ainsi qu'on le voit en suivant la courbe des traits pleins.

Si l'on regarde maintenant, au point de vue de cette dernière manifestation graphique, la série des surfaces représentées fig. 15 et 16, on s'aperçoit que les phénomènes traduits par cette suite d'images ne se sont pas poursuivis avec une parfaite continuité. A la génération P_3 la surface semblait déjà se régulariser; puis à la suivante, P_4, le maximum M a repris un grand pointement. La troisième génération offre donc une singularité ; il se passe pendant sa durée quelque chose de spécial.

En examinant maintenant la variation de l'organe rénal lui-même, on voit en effet qu'il a d'abord crû régulièrement jusqu'à cette troisième génération et qu'à partir de là il a régressé. Dans les données réunies à l'appendice on trouvera pour le rein, comme pour tous les organes, le poids absolu qu'il a présenté chez tous les animaux, puis le rapport de ce poids à 100 grammes de poids actif et le même rapport à 100 grammes de poids total. Si l'on construisait les courbes relatives à ces diverses données, elles seraient très comparables les unes avec les autres. Il n'est pas utile de multiplier indéfiniment ces représentations ; nous prendrons donc seulement le rapport du poids du rein à 100 grammes de poids actif. Afin d'apporter la plus grande précision possible dans l'unique graphique que nous allons donner, il faut observer que le rein est, parmi les organes, un de ceux sur lesquels le dimorphisme sexuel porte le plus fortement : le rein est notablement plus important chez les femelles que chez les mâles. On ne peut alors comparer rigoureusement entre eux que des nom-

bres relatifs à des lots d'animaux contenant la même quantité de mâles et de femelles. Or, les générations P_4 et P_5 n'ont eu qu'une seule femelle, il importe donc d'envisager dans toutes

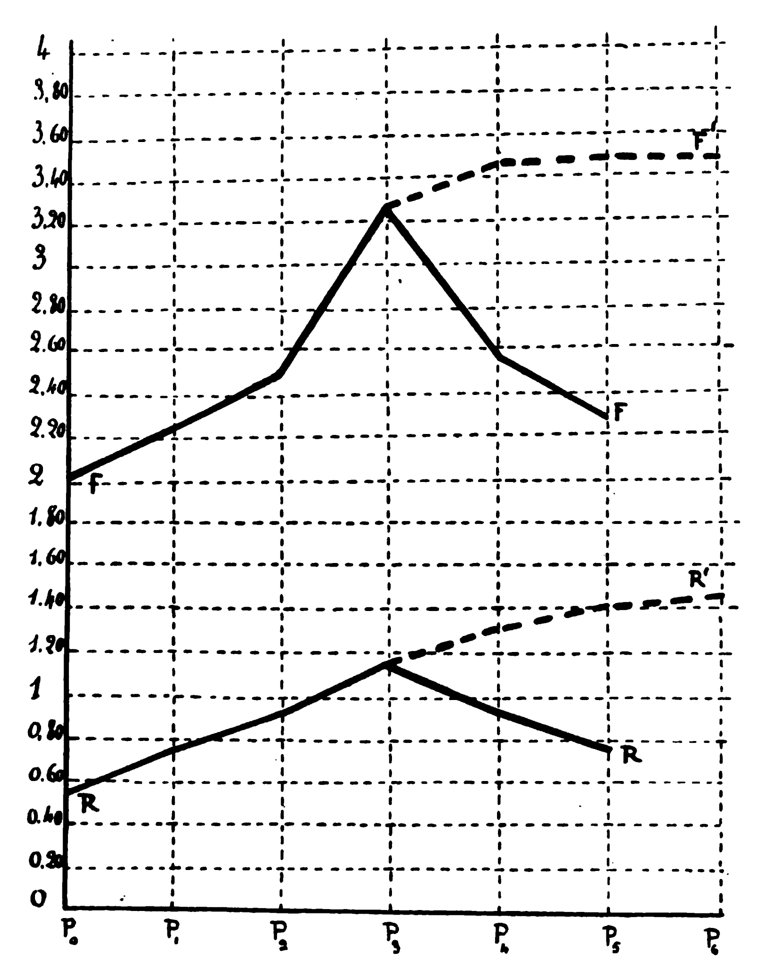


FIG. 18. Courbes de la variation en poids du foie et du rein dans les 5 générations successives. — Rapports à 100 gr. de poids actif dans des couples effectivement descendus les uns des autres.

les générations un seul couple et tout naturellement nous choisirons les couples effectivement descendus les uns des autres.

Pour construire la courbe, je compte en abscisses le temps, à

raison de 2 c/m, 5 pour la durée d'une génération et en ordonnées le poids *relatif* du rein à raison de 5 m/m pour 0 gr. 1 de rein par 100 grammes de poids actif. On a pour les diverses générations les nombres suivants :

P_0	P_1	P_2	P_3	P_4	P_5
0,54	0,74	0,90	1,13	0.92	0,75

Cette série de nombres aussi bien que la courbe réelle, tracée en traits pleins, RR (fig. 18) montrent ce que nous annoncions à l'instant : la croissance jusqu'à la troisième génération suivie de régression.

Par hypothèse, cherchons à nous représenter ce qui se serait passé dans le cas d'une évolution régulièrement poursuivie. Nous savons bien que le poids relatif du rein n'aurait pas continué à croître indéfiniment et que le tracé évolutif, commençant avec une légère courbure à concavité supérieure, n'aurait pas tardé à prendre une courbure à concavité inférieure pour atteindre l'horizontale, quand l'adaptation complète eût été pleinement réalisée. Entre les deux courbures, un point d'inflexion se fût trouvé. Admettons que le point d'inflexion eût été précisément à cette troisième génération, dont la situation critique indique suffisamment une singularité et continuons en traits interrompus (RR', fig. 18) la courbe *comme elle aurait dû être*. Elle nous conduit vers la 6e génération, non réalisée, au niveau de 1 gr. 45 de rein pour 100 grammes de poids actif, ce qui est exactement le nombre que j'ai directement trouvé en disséquant un oiseau naturellement carnivore, une Hulotte femelle (*Syrnium aluco*).

Donc, au cours d'une évolution régulière qui, de génération en génération, détermine la croissance d'un organe, celui-ci augmente suivant la même loi, suivant la même courbe, que celle par laquelle est réglée la croissance individuelle d'un complexe organique, c'est-à-dire d'un animal entier. *La croissance phylogénique suit la même loi que la croissance ontogénique.*

De plus, si la croissance ne se poursuit pas, s'il doit y avoir régression et mort de l'espèce, le phénomène est provoqué par une baisse brusque de la courbe, *postérieure au point d'inflexion*

et fort analogue à celles qu'ont produites sur nos courbes de croissance les animaux qui sont morts avant l'état adulte.

Il est extrêmement remarquable de voir la croissance du foie suivre une courbe tout à fait identique à la précédente. Je l'ai construite à la même échelle que celle-ci et sur les mêmes couples effectivement descendus les uns des autres. Le trait plein (FF, fig. 18) représente la variation réelle donnée aussi par les nombres suivants :

P_0	P_1	P_2	P_3	P_4	P_5
2	2,23	2,47	3.25	2,56	2,29

Si l'on considère *en gros* le résultat, composé de croissances et de décroissances, il ne semble pas que le changement de régime ait amené sur le foie une variation de sens bien nette. C'est ainsi que ces données ne m'avaient pas d'abord paru confirmer celles de MAUREL (1) établissant que chez les carnivores le poids relatif du foie est toujours supérieur à ce qu'il est chez les herbivores. Cette conclusion est pourtant tout à fait exacte.

En raisonnant pour le foie comme nous l'avons fait pour le rein et en poursuivant par des traits interrompus (FF', fig. 18) la courbe évolutive conformément à son début, elle nous conduit à la 6e génération à la cote 3 gr. 47 de foie pour 100 grammes de poids actif. J'ai directement trouvé sur la Hulotte 3 gr. 43 : la concordance est absolue.

La couleur et la consistance de la graisse chez les animaux en expérience me paraît aussi en rapport avec les modifications hépatiques plus qu'avec la nature des graisses directement absorbées dans les aliments. Tout le monde connaît la couleur jaune de la graisse des poules et sa faible consistance ; elle est composée de corps dont le point de fusion est peu élevé. La graisse des poules carnivores est au contraire dure, blanche, son point de fusion est bien plus élevé ; elle ressemble beaucoup au suif des mammifères et cela est d'ailleurs ainsi chez la Hulotte que j'ai disséquée. Je ne sais si c'est vrai de tous les oiseaux de proie.

(1) MAUREL (*C. R. Ac. Sc.*, décembre 1902).

Sur 27 poules carnivores dont j'ai fait l'anatomie, deux seulement avaient repris la graisse jaune, ***à la* 3e *génération*** (III₃ et VIII₃), la première très franchement, elle n'a pas eu de postérité, la seconde d'une façon moins accentuée, elle a donné quelques œufs féconds. Ce sont justement ces deux exceptions qui me font rapporter la modification de la graisse à une réaction générale de l'organisme susceptible de quelques changements, plutôt qu'à un simple emmagasinement d'une graisse donnée, la même pour tous, qui serait constante.

Une autre transformation paraît plus nettement encore en rapport avec la suractivité du foie suivie de ***surmenage***, c'est l'apparition, dans le péritoine de mes animaux, d'un pigment noir analogue à celui que l'on trouve dans le péritoine des Amphibiens et des Reptiles, puis la disparition de ce pigment dans les dernières générations. Je considère ce pigment comme de la mélanine. Il est à noter qu'on ne le rencontre jamais chez aucun mâle et le fonctionnement du foie ainsi que la taille de cet organe y sont incomparablement plus faibles que chez les femelles (*voir* chapitre VIII).

Comment évaluer cette quantité de mélanine pour en avoir une mesure au moins approximative. Sur mes feuilles de dissection je trouve des notations telles que les suivantes :

Pas de mélanine...........................	**0**
Traces de mélanine........................	**1**
Un peu de mélanine........................	**3**
Mélanine..................................	**4**
Plus chargé de mélanine...................	**5**

Nous pouvons remplacer ces indications un peu longues par les chiffres qui leur font face et qui correspondent à peu près à l'importance du produit observé, qui lui donnent ***une note***. Les observations se groupent alors dans le tableau suivant où les caractères gras représentent des mâles.

Nos connaissances sur la production et la signification du pigment sont trop peu avancées pour qu'on puisse dès maintenant apprécier tout le sens de ces modifications. Il importe en

tous cas de les noter pour le jour où elles pourront être plus complètement utilisées. Nous en redirons quelques mots au chapitre IV, au cours duquel ils seront mieux compris.

Avant de clore ce chapitre, retenons les deux grandes indications suivantes. Les modifications obtenues sur le rein et le foie et relatives à l'importance de ces organes dans l'organisme entier tendent vers l'état qui est celui des oiseaux carnivores. Si l'évo-

GÉNÉRATIONS	P_0		P_1		P_2		P_3		P_4		P_5	
Indications individuelles	**I_0**	**0**	**I_1**	**0**	**I_2**	**0**	**I_3**	**0**	**I_4**	**0**	I_5	4
	II_0	0	II_1	1	II_2	4	II_3	3	**II_4**	**0**	**II_5**	**0**
	III_0	0	III_1	1	**III_2**	**0**	III_3	0	**IV_4**	**0**	**III_5**	**0**
					IV_2	4	**IV_3**	**0**	V_4	0	**IV_5**	**0**
					V_2	**0**	**V_3**	**0**	**VII_4**	**0**		
					VI_2	**0**	**VII_3**	**0**				
					VII_2	4	VIII_3	1				
					VIII_2	5						
Moyennes générales.	0		0,66		2,12		0,57		0		1	
Moyennes des femelles	0		1		4,25		2		0		4	

lution s'était continuée conformément à son début, il eût suffi de six générations pour réaliser la transformation. C'est très peu et, par rapport au temps total, c'est même une durée si courte *qu'en se plaçant à ce point de vue* l'évolution semble procéder par saccades, être discontinue.

Mais, si l'on envisage comme mesure du temps la durée d'une génération, on compte jusqu'à six moments distincts et *à cet autre point de vue,* le phénomène apparait avec une continuité qui se figure par une courbe.

Nous pouvons dès maintenant dire que notre expérience a été arrêtée par l'intoxication contre laquelle l'organisme ne s'est pas défendu jusqu'au bout. Comment se fait-il qu'une telle impossibilité ne se soit pas présentée dans la nature? On en aperçoit plusieurs raisons. D'abord tout porte à croire que les transformations de cette sorte sont plus progressives que celle par nous tentée et ce qui subsiste du régime végétal non seulement n'augmente pas l'intoxication, mais aide à l'élimination. C'est ainsi par exemple que l'on voit encore les chats mâcher des tiges de valériane.

D'autre part les femelles résistent mieux que les mâles. Mais nous avons toujours eu des couples de même génération. Dans la nature, les mâles de deuxième année sont en pleine vigueur et ce sont eux surtout les reproducteurs ; ils apportent ainsi un retard d'une année dans la plus forte intoxication et il n'en faut peut-être pas plus pour franchir le point critique, le point d'inflexion des courbes et gagner ainsi l'adaptation organique.

CHAPITRE IV

LA RATION DE VIANDE ET LA RATION DE GRAINES

SOMMAIRE. — L'énergétique et la ration alimentaire. — Le pouvoir thermogène n'est pas le seul critère de la valeur d'une ration. — Ration de croissance et ration d'entretien. — Réglage spontané de leur ration par les oiseaux. — Rapport du poids à la ration journalière. — Variations de ce rapport avec l'âge et avec le régime. — Courbe de la variation. — Influence de la pression barométrique sur l'appétit chez les poules. — Supériorité de la viande pour la croissance, du grain pour l'entretien. — Valeur plastique, valeur thermogène et toxicité d'une ration donnée.

Les études d'énergétique animale ont rendu, depuis ces dernières années, très importante la connaissance précise de la ration alimentaire pour un animal donné. Afin de dégrossir en premier lieu le sujet, les physiologistes se sont occupés presque exclusivement de la ration d'entretien, c'est-à-dire de celle qui est nécessaire à un animal adulte, accomplissant un travail très modéré, pour maintenir son poids constant pendant une assez

longue période. Certains cependant, comme CHAUVEAU, ont cherché quelles substances alimentaires fournissent le meilleur rendement en travail produit.

Les diverses sortes d'aliments, ou les diverses proportions dans lesquelles on les peut mélanger, ont été examinées à ce point de vue et l'on a déterminé en calories leur valeur thermogène, identifiée à leur valeur alimentaire, puisque les besoins de l'animal adulte sont *surtout* conditionnés par des dépenses de chaleur ou des dépenses en travail que l'on y fait équivaloir.

On voit bien d'ailleurs que ces procédés de mesure, aussi intéressants que précis, ne sont raisonnablement applicables qu'*à l'intérieur* de catégories déjà faites, et qu'ils permettent des comparaisons seulement entre substances déjà définies comme aliments par les effets que leur ingestion prolongée détermine dans l'organisme. La valeur thermogène de la houille, du pétrole ou de l'acide cyanhydrique ne donne aucune idée de leur valeur alimentaire. Pour les substances à propos desquelles le doute persiste, par exemple pour l'alcool, ce n'est pas le calorimètre qui doit répondre, puisqu'il n'a la parole qu'en second lieu, mais d'abord l'observation longuement poursuivie des effets que détermine sur l'organisme l'abstinence du produit ou l'ingestion journalière de telle, telle ou telle quantité.

Il y a donc à propos de la valeur alimentaire d'une substance donnée bien autre chose à considérer que la capacité à fournir des calories en se détruisant. Cela est notamment certain à propos de la ration de croissance, dont on ne voit guère *a priori* comment identifier, d'une façon simple, la valeur avec le pouvoir thermogène. Pour cette question très importante, très compliquée et très loin de la solution, toutes les données sont bonnes à recueillir. C'est pourquoi je crois utile de publier celles que je possède à ce sujet.

D'après MAUREL, tous les animaux se suralimentent quand ils ont la nourriture à discrétion et il est indispensable, pour obtenir une fixité approximative de leur poids, de régler leur

régime et leur ration. LARGUIER DES BANCELS (1), qui rapporte l'opinion précédente, a observé que les pigeons se comportent autrement et que, alimentés librement, ils règlent eux-mêmes leur consommation avec une précision très grande, qui suffit pour conserver au corps son poids initial pendant plusieurs mois. Les petites variations que l'oiseau fait lui-même subir à sa ration, sont, d'après cet auteur, en rapport exact avec les variations de la température extérieure.

Je ne puis apporter une précision de cet ordre, mais en revanche mes données s'étendent sur une période beaucoup plus longue et comprennent la croissance et l'entretien de trois générations successives : une nourrie au grain et les deux suivantes à la viande.

Il est certain que les oiseaux nourris surabondamment règlent eux-mêmes leur consommation. LARGUIER DES BANCELS a eu raison d'exprimer et de mesurer le fait, mais déjà la connaissance banale en avait fait un principe d'action. Tous les oiseaux conservés en cage : tourterelles, canaris, chardonnerets, etc., ont toujours des graines à discrétion et, pendant des années, leur taille et leur agilité ne changent pas. C'est sur cette observation que j'avais tablé pour déterminer la ration nécessaire à mes poules. Je la leur faisais verser deux fois par jour soit en graines, soit en viande et de tel poids que tout fût consommé avec un petit reste aussi faible que possible. Aussitôt qu'il ne restait ni un grain, ni un morceau de viande, on augmentait légèrement pour les jours suivants, on diminuait au contraire si le reste devenait appréciable.

Pour une seule génération, j'ai pris les pesées de rations depuis la naissance, mais les premières données ne peuvent être utilisées, parce qu'avec les poussins se trouvait la poule couveuse et nourricière et qu'il est impossible de démêler ce qui revient à l'une et aux autres.

Dans la construction des courbes qui vont suivre (fig. 19),

(1) LARGUIER DES BANCELS. — *De l'influence de la température extérieure sur l'alimentation* (Thèse de l'Université de Paris ; Masson 1903).

j'ai considéré le rapport du poids total (P) de tous les animaux d'un même lot au poids (*p*) de la ration qu'ils mangeaient en commun.

Jours de vie	P_0 Ration p	P_0 Poids des Animaux P	P_0 Rapport $\frac{P}{p}$	P_1 Ration p	P_1 Poids des Animaux P	P_1 Rapport $\frac{P}{p}$	Jours de vie	P_2 Ration p	P_2 Poids des Animaux P	P_2 Rapport $\frac{P}{p}$
165	400	4.340	10, 85	300	3.750	12, 5	36	460	2.904 (1)	6, 31
175	400	4.530	11, 32	400	4.160	10, 4	40	510	3.068	6, 01
192	350	4.490	10, 82	350	4.887	13, 96	45	530	3.754	7, 08
205	350	4.707	13, 45	350	5.377	15.36	49	600	4.206	7, 01
206	300	4.688	15, 60	300	5.398	17, 99	52	650	4.469	6, 87
208	260	4.692	18, 04	260	5.432	20, 89	56	670	4.918	7, 34
211	280	4 709	16, 82	300	5.533	18, 61	61	700	5.478	7, 82
212	280	4.710	16, 82	340	5.540	16.29	66	740	6.271	8, 47
213	300	4.713	15, 71	»	»	»	71	740	6.761	9, 13
218	300	4.815	16, 05	»	»	»	76	740	7.390	9, 98
219	»	»	»	300	5.380	17, 93	82	800	8.207	10, 25
222	»	»	»	340	5.471	16, 09	91	840	9.397	11, 18
223	360	4.954	13, 76	»	»	»	101	880	10.341	11, 75
229	200	5.078	25, 39	200	5.669	28, 34	103	960	10.577	11, 02
231	240	5.087	21, 19	240	5.600	23, 33	109	880	11.232	12, 76
232	340	5.120	15, 05	340	5.590	16, 44	118	650	8.710 (2)	13, 40
235	340	5.188	15, 25	360	5.579	15, 49	122	640	9.111	14, 23
245	280	5.180	18, 50	280	5.790	20, 67	127	640	9.393	14, 67
247	340	5.172	15, 21	360	5.800	16, 11	143	600	10.107	16, 84
265	300	5.201	17, 33	360	5.901	16, 39	152	660	10.415	15, 77
283	300	5.182	17, 27	360	5.954	16, 54	162	680	10.791	15, 86
304	300	5.087	16, 96	360	5.639	15, 67	167	720	11.141	15, 47
325	300	5.091	16, 97	360	5.831	16, 19	184	720	11.902	16, 53
346	300	»	»	360	5.913	16, 42	191	720	12.326	17, 11
367	300	4.858	16, 19	360	5.808	16, 11	212	720	12.911	17, 93
388	300	5.068	16, 89	360	5.732	15, 92	233	720	13.214	18, 35
409	300	5.107	17, 02	360	6.005	16, 68	247	720	13.319	18, 50
430	300	5.334	17, 71	360	5.815	16, 15	252	800	13.329	16, 66
451	300	5.474	18, 25	360	6.188	17, 19	273	800	13.253	16, 56
461	260	5.585	21, 48	300	6.105	20, 35	294	800	13.391	16, 74
464	340	5.617	16, 52	320	5.952	18, 60	316	800	13.288	16, 61
478	»	»	»	360	5.799	16, 10	336	800	13.354	16, 69
							357	800	13.558	16, 95
							378	800	13.279	16, 59
							399	800	13.032	16, 29
							420	800	13.134	16, 42

(1) 8 animaux.
(2) 6 animaux.

Ce rapport $\frac{P}{p}$ exprime la valeur de la ration ; ***plus il est grand, meilleure est la ration,*** soit que la ration faiblisse pour maintenir

un même poids, soit que le poids croisse avec une même ration. On considère d'autre part assez volontiers le rapport inverse $\frac{p}{P}$, à savoir la quantité d'aliments qu'il faut à un kilogramme d'animal pour se maintenir et *plus cette quantité est petite, meilleure est la ration*. Il est évident que la variation de ces deux rapports avec l'âge ne donne pas du tout la même forme des courbes. J'ai construit les miennes en considérant $\frac{P}{p}$, mais ceux qui préféreraient le rapport inverse pourraient construire les courbes de sa variation avec les données numériques recueillies à ce sujet et reproduites dans le tableau composé à la page précédente.

J'ai établi pour chacune des générations considérées une courbe de la variation du rapport $\frac{P}{p}$ aux divers âges de la vie. Pour construire cette courbe, je compte en abscisses le temps à raison de 1 m/m pour 2 jours de vie et en ordonnées les valeurs correspondantes de $\frac{P}{p}$ en prenant 1 m/m pour chaque unité du rapport : par exemple le rapport 17,93 = 18 m/m le rapport 16,09 = 16 m/m, etc.

Les trois courbes obtenues sont reproduites par réduction photographique (fig. 19). Il importe d'abord de dégager leur étude générale de trois pointements singuliers *a, a', a''*, qui se trouvent aux générations P_0 et P_1.

Or, la génération P_0, pour parler d'elle en premier lieu, est composée de poules granivores, c'est-à-dire normales ; les dates de ces pointements sont les suivantes :

a	— 208 jour de vie..........	18 février 1901.
a'	— 229ᵉ —	10 mars 1901.
a''	— 245ᵉ —	26 mars 1901.

Sur mes cahiers d'expérience, j'avais inscrit « *tombée de neige* » le 11 mars 1901 qui correspond au plus grand pointement ; ceci

naturellement ne va pas sans une grande baisse barométrique. Pour les deux autres pointements, je n'avais rien noté. J'ai demandé rétrospectivement (avril 1906) à mon ami J. MASCART,

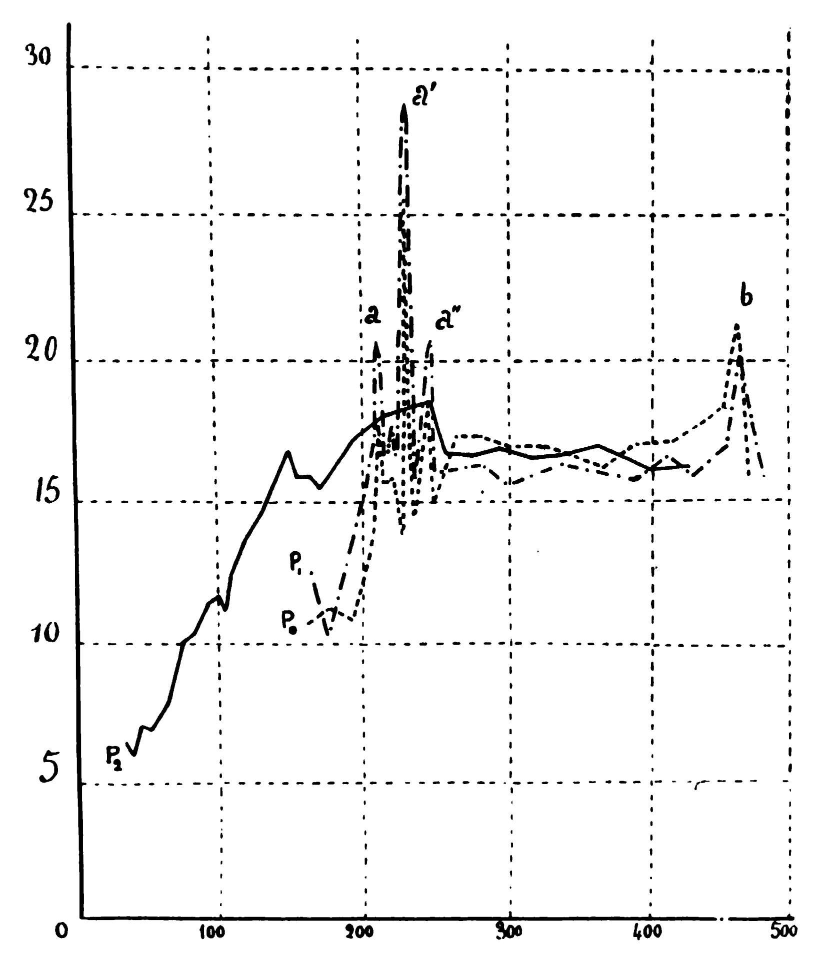


FIG. 19. Courbes des rapports du poids à la ration dans trois générations dont une granivore et deux carnivores

astronome à l'Observatoire de Paris, de me renseigner sur l'état météorologique des journées indiquées et voici ce qu'il me communiqué :

DATES		BAROMÈTRE Parc St-Maur	ÉTAT MÉTÉOROLOGIQUE	POINTEMENT
—		—	—	—
1901. Février	17...	759,6	Couvert *neige* et grésil.	
—	18...	765,3	Un peu de *neige* à 8 h. et 9 h.	*a*
—	19...	765,3	Très nuageux, *petite neige* à 22 h.	
—	27...	747,7	Couvèrt, quelquefois des gouttes................	entre *a* et *a'*
Mars	10...	759,5	Couvert.	*a'*
—	11...	752,2	Id. Pluie, *neige* et grésil.	
—	26...	756,1	*Neige* jusqu'à 4 h. du matin puis à 15 h. et à 16 h. 45.	*a''*
—	27...	751,9	Couvert de 6 h. à 19 h., pluie et *neige*.	
—	28...	752,4	Grains de *neige*. Grésil à 17 h.	

Donc, si d'après LARGUIER DES BANCELS la température règle d'une façon précise les petites variations de la ration, la pression barométrique en détermine de très grandes, *au moins chez les poules*. S'il s'agissait d'un réglage du poids en prévision de la légèreté requise par le vol, il serait tout naturel que la pression barométrique intervînt en premier lieu. Le fait est-il général chez tous les oiseaux ? Je n'ai pas de données à ce sujet mais je ne crois pas à sa généralité, du moins avec autant d'amplitude. Je le crois exact seulement pour les oiseaux déjà lourds à vol difficile, les autres, en cas de dépression, se contentent de voler moins haut comme les hirondelles.

Au surplus, il doit bien y avoir quelque particularité dans la pratique de l'abstinence par les poulets en présence d'une dépression barométrique, puisqu'elle est indiquée déjà par THÉOPHRASTE comme un des signes du mauvais temps et que cette observation, avec quelques autres du même ordre, était le fondement objectif de l'art des auspices.

La génération P_1, élevée d'une façon normale jusqu'au 150e jour de sa vie, n'a été mise à la viande qu'ensuite ; elle conserve encore, au point de vue de la réaction à la pression, l'instinct

ordinaire des poulets et accuse les mêmes pointements aux mêmes jours.

Il n'en est plus ainsi à la génération P_2 nourrie à la viande depuis son éclosion. Certainement, dans le cours de sa vie de grandes baisses barométriques sont survenues aussi, mais elles n'ont pas été accusées, d'une façon sensible tout au moins. Un instinct très curieux s'est trouvé perdu.

Abstraction faite maintenant de ces pointements singuliers, nos trois courbes se divisent en deux grandes sections : l'une, de la naissance au 250e jour environ, pendant laquelle les ordonnées croissent, l'autre, à partir du 250e jour, pendant laquelle les ordonnées sont sensiblement constantes, sauf pour un dernier pointement *b* postérieur à la mue et moins brusque que les précédents. Ces courbes répètent, *en gros*, l'allure des courbes de croissance ; c'est vers le 250e jour en effet que, dans les trois générations considérées, les poules ont achevé la différenciation de leurs œufs et que toutes les courbes de croissance sont à peu près horizontales.

Pour revenir à nos courbes de ration, l'époque du 250e jour sépare donc deux zones : à gauche la zone des rations de croissance, à droite la zone des rations d'entretien. Nous pouvons immédiatement faire plusieurs constatations.

D'abord, la courbe de ration granivore est au-dessous des deux autres dans la région de croissance, au-dessus dans la région adulte, ce qui paraît indiquer que la viande est une ration supérieure pour les animaux qui croissent ; les graines sont au contraire supérieures pour les animaux adultes. Remarquons bien qu'il ne s'agit pas seulement, pour la ration albuminoïde, d'une plus grande puissance plastique, c'est-à-dire créatrice de tissus et de cellules, en quoi consisterait tout naturellement la différence ; car nos animaux adultes, *par le fait de la ponte, fabriquent journellement plus d'albuminoïdes que pendant leur croissance* et tout de même, dans cette période, les graines constituent un aliment supérieur pour *l'individu*, c'est-à-dire pour la quantité de matière usuellement distinguée à à part et dénommée « une poule ».

On pourrait se demander s'il n'y avait pas lieu de considérer, dans la période adulte, les individus plus la ponte qu'ils ont produite ; celle-ci, étant supérieure dans les premières générations carnivores, contribuerait à relever la valeur de la ration carnée. Mais si l'on ajoute au poids de l'animal celui des germes qu'il a produits depuis la dernière pesée, il faut y joindre également la somme des excreta solides, liquides et gazeux qu'il a émis, aussi bien que la chaleur ou le travail qu'il a fournis et en retrancher la somme des rations qu'il a mangées, bues ou respirées. Ce serait une tout autre expérience sur le bilan organique, analogue à celle de BENEDICT et ATTWATER, dans laquelle l'individualité animale s'efface et que je n'ai nullement songé à faire malgré son intérêt évident, philosophiquement supérieur mais pratiquement moindre.

Je compare seulement un individu d'une espèce définie, tel que le donne à un certain moment toute sa vie antérieure avec une certaine ration, à un autre individu de la même espèce, au même moment mais avec une autre ration. L'avantage est dans ces conditions, qui sont celles où l'on se placerait pour apprécier la bonne santé d'un homme, à la viande pour la croissance, aux graines pour l'entretien.

Nous devons remarquer aussi, en comparant entre elles les deux courbes d'animaux carnivores, que celle de la génération P_2 est notablement au-dessus de celle de P_1 dans la région de croissance et un peu au-dessus dans la période adulte. C'est la marque d'une adaptation, d'une meilleure assimilation de l'aliment, ainsi que d'une meilleure élimination des déchets qu'il donne. C'est un fait net d'hérédité des caractères acquis ; nous y reviendrons.

En dernier lieu il est visible que la ration quelle qu'elle soit est plus mauvaise dans le jeune âge que dans l'âge adulte, c'est-à-dire qu'il faut proportionnellement plus d'un même aliment à un jeune qu'à un adulte. Le fait est connu. Est-ce seulement que le jeune animal, à surface proportionnellement plus grande, perd plus de chaleur ? Cela entre en ligne de compte à coup sûr,

mais pour une part seulement ; car, parmi toutes les rations, la meilleure à cet âge est la plus albuminoïde, c'est-à-dire la moins thermogène.

Au surplus, pour apprécier la valeur alimentaire d'une substance donnée, il faut bien s'entendre sur la réaction que l'on demande à l'organisme de manifester, comme marque du succès de son alimentation. Veut-on qu'il soit plus grand, plus robuste, c'est-à-dire capable de fournir une plus grande quantité de travail, ou désire-t-on au contraire sacrifier quelque chose des qualités précédentes pour que l'organisme *dure* plus longtemps? Il faut alors faire intervenir en ligne de compte l'usure organique par les divers régimes, qui est en raison de leur toxicité et de la quantité des déchets accumulés.

Or, cette toxicité plus grande du régime carné est surabondamment prouvée par notre longue expérience. C'est le *défaut* qui contrebalance les incontestables *qualités* de cet aliment.

Dans le jeune âge, la quantité de rein, la grandeur de l'élimination sont proportionnellement plus fortes, les qualités de la ration se montrent alors sans être atténuées par leur inconvénient. Plus tard, avec une élimination moindre, l'inconvénient contrebalance l'avantage et même le surpasse.

Il y a donc lieu, en pratique, de peser et d'évaluer des séries d'indications contradictoires et la règle qui me paraît ressortir aussi bien de ces expériences que des observations, valables pour l'homme, faites sur moi et autour de moi, est l'usage de la viande pendant la croissance et l'abstinence de cet aliment passé l'âge adulte.

CHAPITRE V

VARIATIONS DU TUBE DIGESTIF
L'INTESTIN ET LES CÆCUMS — LE JABOT ET LE GÉSIER

SOMMAIRE. — Précautions à prendre pour les mesures. — Echelle des courbes de variation. — Décroissance des organes digestifs suivant des arcs d'hyperbole équilatère. — Les écarts dans les dernières générations dus à l'insuffisance du poids total. — Nouvelle marque d'intoxication. — Réduction de l'intestin et du cæcum. — Jauge du jabot ; réduction du volume et de l'extensibilité. — Réduction dans l'action du gésier ; les cailloux ordinairement ingérés deviennent progressivement plus petits ; ce sont des grains de sable aux dernières générations. — Représentation par le dessin de l'estomac, en valeur relative, sur 12 animaux composant des couples descendus les uns des autres. — Dimorphisme sexuel. — Autres séries de dessins sur des poules devenues plus précocement stériles et sur des coqs tuberculeux. — Dans les cas *anormaux*, la réduction relative est moins accentuée ou transformée en accroissement. — La réduction accentuée est la *règle*.

Les seules modifications, dues au changement de régime alimentaire chez les oiseaux, étudiées jusqu'ici ont été, comme nous l'avons dit, celles qui sont relatives au gésier. Nous avons des données qui s'étendent en outre à d'autres parties du tube digestif : intestin, cæcum et jabot.

Des mesures effectuées sur le tube digestif risquent de laisser place à un certain aléa en raison de l'élasticité des organes si l'on n'opère pas toujours exactement de la même façon et si, notamment, l'on tire plus ou moins sur le tube digestif en mesurant sa longueur avec une règle graduée. J'ai toujours eu soin d'appliquer l'organe sur la règle sans exercer aucune traction. J'opérais de même sur les cæcums. On sait que, chez les oiseaux, ces organes sont au nombre de deux, symétriquement disposés ; chez la poule, en particulier, ils sont rarement de la même longueur : une différence qui peut aller jusqu'à 15 % existe toujours entre eux ; je prenais la moyenne entre les deux pour longueur du cæcum. Le volume du jabot doit aussi être évalué avec quelques précautions que j'indiquerai plus loin.

Pour la variation de ces organes comme pour les autres, j'ai considéré le rapport de leur longueur, de leur volume ou de leur poids au poids total et au poids actif des animaux étudiés. J'ai

construit les courbes de variation en ces différentes circonstances et en considérant soit les moyennes de tous les animaux d'une génération, soit, pour éviter les effets variables du dimorphisme sexuel, en comparant les rapports dans des couples effectivement descendus les uns des autres. Ces manières diverses d'envisager le phénomène me donnent les mêmes indications et les mêmes courbes, avec seulement un peu plus ou un peu moins d'accentuation ; les différences secondaires sont même très

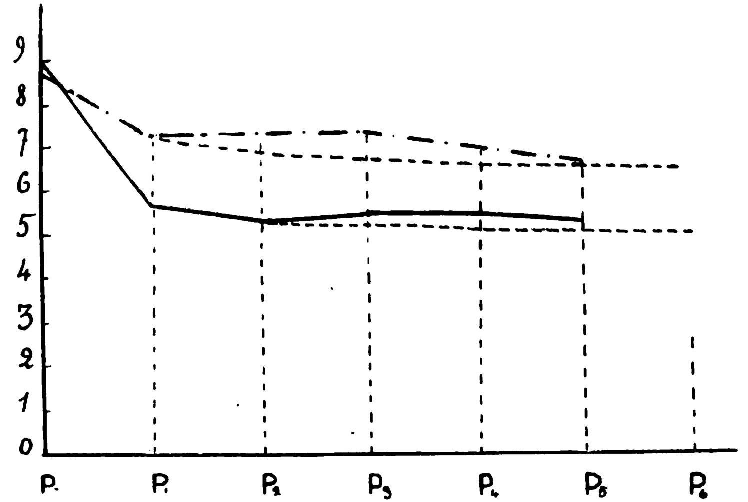


FIG. 20. Courbes montrant la réduction de l'intestin (—.—) et du cæcum (—) dans des couples effectivement descendus les uns des autres pendant cinq générations successives. — Rapports de la longueur des organes à 100 gr. de poids total.

faibles. Afin d'avoir des graphiques qui se puissent comparer avec ceux que j'ai déjà fournis pour le rein et le foie, je les construis également avec les données relatives aux couples descendant les uns des autres.

Dans toutes les courbes dont il va être question, j'ai pris pour abscisses le temps, en portant sur l'axe horizontal 25 m/m pour la durée d'une génération et pour ordonnées les valeurs du rapport de chaque organe au poids total des animaux et cela suivant les échelles suivantes :

Cæcums .... ordonnées 1 % par millimètre de cæcum pour 100 gr. de poids total.
Intestin .... — 1 % par centimètre d'intestin pour 100 gr. de poids total.
Jabot ...... — 1 % par centimètre cube de jabot pour 100 gr. de poids total.
Gésier...... — 1 % par décigramme de gésier pour 100 gr. de poids total.

On voit d'après cela que l'échelle qui représente la variation du gésier et du cæcum est 10 fois plus forte que celle employée pour l'intestin et le jabot ; ceci n'a d'autre importance que de trouver pratiquement une visibilité suffisante pour toutes les variations. Les courbes ont ensuite subi la même réduction photographique.

Avant de parler de chaque organe en son particulier, il convient de relever les indications qui s'appliquent à tous. D'abord, tous ces organes décroissent manifestement. Mais cette décroissance, au début très sensible, s'atténue et, après la 3e génération, se transforme en une petite remontée. Que signifie cette allure de courbe ?

Tenons compte de ce fait, imposé par le simple bon sens, que la diminution, même régulièrement poursuivie, n'aurait pas continué indéfiniment et qu'il fût survenu une époque où les courbes auraient tendu vers l'horizontale. Guidés par cette indication certaine et suivant d'autre part la continuité des phénomènes à leur début, nous sommes conduits à rectifier le tracé de nos courbes d'une façon presque nécessaire. Nous l'avons fait en traits interrompus pour obtenir l'image de *ce qu'aurait dû être* la variation régressive.

Ces courbes nouvelles, *toutes semblables* entre elles, sont des hyperboles équilatères avec une asymptote horizontale et une verticale. Elles répondent à l'équation générale :

$$(x + a)(y - b) = K$$

et ne sont utilisables pour le problème soumis à notre étude que dans la région des x positifs.

Il est tout à fait intéressant de trouver deux catégories de

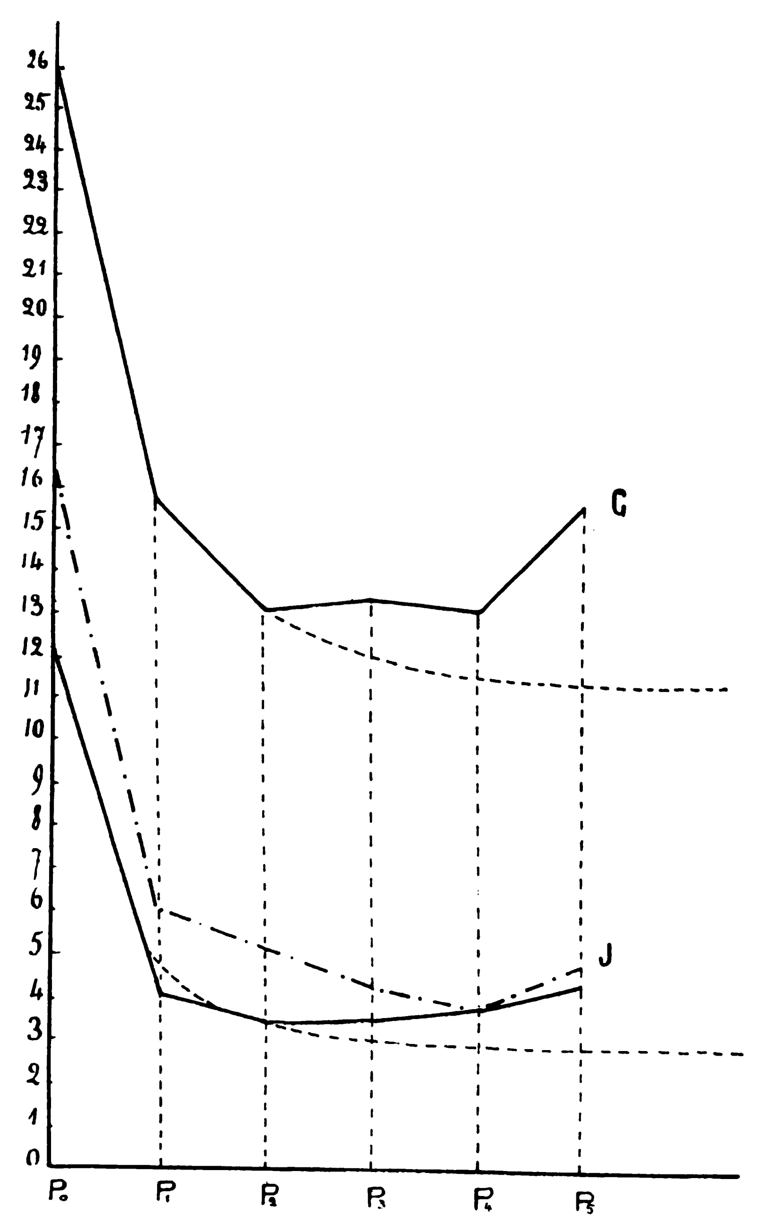


FIG. 21. Courbes montrant la réduction du jabot, J, et du gésier, G, dans des couples effectivement descendus les uns des autres pendant cinq générations successives. — Rapports du volume (jabot) ou du poids des organes à 100 gr. de poids total. Pour le jabot, les jauges à l'eau (—) et celles au mercure (—.—.) sont représentées.

courbes si dissemblables, l'une, dont nous avons déjà parlé, comprise entre deux asymptotes horizontales avec un point d'inflexion entre les deux : c'est à la fois la courbe de croissance et d'hypertrophie, l'autre, que nous rencontrons maintenant, l'hyperbole équilatère est la courbe de décroissance et d'atrophie. Les deux catégories de phénomènes sont biologiquement très distinctes ; il est naturel que deux courbes fort différentes les symbolisent. Ce résultat est susceptible d'une large généralisation mais nous ne pouvons pas en entreprendre l'exposé de peur d'être entraînés trop loin.

Je voudrais pourtant faire remarquer que le passage de l'évolution continue à l'évolution discontinue, ou de la *transformation progressive* à la *mutation*, devient, s'il s'agit d'une décroissance d'organe, une conception exactement représentée par la transformation d'une hyperbole équilatère en deux droites rectangulaires. Cette conception, si familière aux géomètres, nous rend aisé de comprendre que, dans une transformation par croissance organique, notre courbe à deux concavités sera, en cas de mutation, remplacée par deux sections de droites parallèles réunies par un trait vertical, deviendra une *marche d'escalier*, suivant une image employée par GIARD.

Nous avons vu au chapitre II qu'à partir de la 3e génération le rein et le foie ont commencé à fléchir ; pour les organes qui nous occupent maintenant, tous abandonnent une génération plus tôt leur courbe type. A partir de la 2e génération, en effet, *nos données* expérimentales sont toujours au-dessus de ce qu'elles devraient être d'après leur début. Il y a là deux points à éclaircir. 1° Pourquoi l'atrophie est-elle plus faible que ce qu'on attendait ? 2° Pourquoi l'atrophie digestive s'arrête-t-elle une génération plus tôt que l'hypertrophie hépatique et rénale ?

Et d'abord peut-on dire que l'atrophie digestive s'arrête ? Remarquons que nos courbes ne nous renseignent que sur une atrophie *relative*, leurs points étant fixés par des valeurs du *rapport* d'un organe au poids total de l'animal. Cependant, comme les valeurs absolues nous renseigneraient bien moins

encore, il faut analyser tant qu'il se peut les valeurs relatives pour bien saisir le sens de leur variation.

Soit ω la longueur, le volume ou le poids d'un certain organe et P le poids total d'animal correspondant, nous observons que le rapport $\frac{\omega}{P}$ n'a pas décru autant que nous l'attendions. Mais cela a pu survenir pour deux raisons, ou bien ω n'a pas décrû (ou n'a pas arrêté sa croissance) comme il fallait, ou bien P n'a pas crû autant qu'il l'aurait dû pour se tenir dans l'équilibre régulier avec ω.

C'est, je crois, cette dernière alternative qui est la véritable. Bien que le poids des animaux ait toujours été en croissant, il ne l'a pas encore été suffisamment. Or, l'intoxication, dont nous avons relevé la manifeste existence, a pour effet certain, rapide et constant l'abaissement du poids, comme perte de l'acquit ou comme manque à gagner ce qui devrait l'être.

Si nous sommes dans le vrai, si c'est bien un manque d'accroissement du poids total qui relève les points de nos courbes, le phénomène fonctionne nettement aussitôt après la seconde génération, comme le montrent simultanément tous les organes digestifs en régression. Donc, la 3e génération subissait, en ne croissant pas assez, une nouvelle et très sensible marque d'intoxication. Bien que le rein et le foie y aient encore crû, ils n'ont pas suffi à l'excrétion ; de là leur surmenage et leur régression à la génération suivante.

Ces concordances parfaites nous montrent que la correction de nos courbes en hyperboles équilatères est absolument légitime et, malgré son insuccès final, notre expérience nous donne, pour la marche de la variation, une indication aussi sûre qu'une adaptation réalisée.

Il est également important de remarquer que les hyperboles équilatères eussent atteint sensiblement l'horizontale à partir de la 6e génération, ce que nous a déjà indiqué exactement la variation hépatique et rénale.

De plus, il faut noter que le surmenage des organes excréteurs

à la 2e génération, précédant leur insuffisance anatomique qui se traduit seulement à la 3e, nous avait été déjà signalée par l'abondance de la mélanine à cette même 2e génération où elle présente son maximum (1).

Relevons encore quelques observations pour chaque organe en particulier. Sur l'intestin j'ajouterai peu de choses ; sa réduction en longueur par le régime carné est conforme à toutes les observations déjà faites en anatomie comparée. Le fait nouveau, d'ailleurs important, est la réalisation expérimentale rapide de ce raccourcissement. Il convient de remarquer en outre que l'aspect de la paroi intestinale est changé ; elle devient plus épaisse et perd toute transparence. Ceci correspond sans aucun doute à de graves modifications histologiques ; mais mon attention a été trop tardivement appelée sur ce sujet pour que j'y aie pu exécuter des recherches méthodiques. Au surplus, j'ai peu poussé mon travail du côté histologique qui, à lui seul, eût fourni la matière à des investigations aussi étendues que celles dont j'ai pu retirer des conclusions. Je donnerai çà et là quelques indications relevées à ce sujet afin surtout d'encourager ceux qui voudraient en compléter l'étude.

La réduction du cæcum nettement réalisée par le régime carnivore est un résultat que l'on pouvait aussi escompter. J'ai même donné une trop faible idée de la régression de cet organe en évaluant celle-ci par la réduction de la longueur. En jaugeant le volume, on aurait certainement constaté une bien plus forte diminution ; car les cæcums deviennent non seulement moins longs mais beaucoup plus étroits, leur calibre se réduit.

Il ne faudrait pas conclure hâtivement de cette observation que, chez l'homme, la réduction du cæcum et la formation de l'appendice vermiculaire sont une conséquence certaine du passage d'un régime originel exclusivement frugivore à un régime fortement carné, car certains singes possèdent aussi cet appendice vermiculaire. En général les carnivores ont le cæcum bien

(1) Voir p. 191.

moins développé que les herbivores ; l'action de la viande n'est pas douteuse, mais le même résultat pourrait être atteint autrement puisqu'on ne trouve pas de cæcum chez des phytophages comme l'Unau et l'Aï (*Bradypus*) ou chez certains rongeurs comme le Loir (*Myoxus*).

De tous les organes, le jabot est celui qui a montré la réduction la plus prompte et la plus considérable. Afin d'apprécier son volume, je l'ai jaugé en le remplissant d'eau toujours dans les mêmes conditions. Après avoir détaché le jabot, l'avoir vidé quand il y avait lieu et nettoyé par un courant d'eau, je posais une ligature sur son extrémité inférieure ; j'introduisais ensuite dans l'œsophage un petit entonnoir de verre, toujours le même, de façon que son extrémité vînt affleurer à l'entrée du jabot. Puis, tout étant suspendu, je versais de l'eau jusqu'à ce que l'entonnoir restât plein. Le remplissage avait ainsi toujours lieu sous la même pression d'une colonne d'eau d'environ 5 c/m de hauteur. Ceci fait, je comprimais entre deux doigts l'entrée du jabot et je rejetais l'eau restant dans l'œsophage et l'entonnoir ; puis je mesurais dans une éprouvette graduée l'eau contenue dans le jabot. Ces mesures étaient toujours parfaitement comparables entre elles et c'est avec leurs variations que j'ai construit mes courbes.

J'ai voulu aussi pratiquer la jauge au mercure pour avoir quelque idée sur l'extensibilité de l'organe et sur la façon dont elle pouvait varier. Les mesures sont beaucoup moins précises que les précédentes; celles-ci peuvent être répétées par n'importe qui à la condition de prendre la même pression d'eau ; les jauges au mercure doivent être pratiquées par une même personne pour demeurer comparables.

Il ne pouvait plus être question de suspendre l'organe qui se fût indéfiniment distendu et eût enfin crevé sous la pression du mercure ; je le posais, muni de sa ligature inférieure, sur une cuvette de porcelaine à fond plat, puis je vidais aussi rapidement que possible le mercure. Le jabot s'étalait et en même temps se gonflait. On aurait pu verser du mercure jusqu'à

rupture, mais j'avais soin de marquer d'avance, à l'aide d'une épingle par exemple, l'orifice supérieur du jabot, parce que la turgescence poursuivie de l'organe aurait fini par incorporer tout l'œsophage dans le jabot et, aussitôt que le mercure atteignait ce niveau, je cessais de verser.

C'est justement le moment auquel il convient de s'arrêter qui demeure indécis et il reste une part d'appréciation personnelle inévitable. Sans exagérer donc l'importance de ces dernières mesures ni leur précision, je puis dire qu'en opérant, tant que je l'ai pu, dans les mêmes conditions, j'ai obtenu les indications suivantes.

La jauge au mercure du jabot *soutenu* est toujours plus grande que la jauge à l'eau du jabot *suspendu* ; dans les mêmes conditions pour l'organe le résultat était évident d'avance, dans des conditions différentes il ne l'était pas. L'écart entre les deux mesures, très grand dans les premières générations, s'atténue ensuite pour devenir insignifiant. Ceci veut dire que non seulement le jabot se réduit mais que son extensibilité diminue et nous apprend que l'organe ne reste pas semblable à lui-même en plus petit. Sa structure change.

Les glandes de l'œsophage et du jabot sont considérées comme ne fournissant qu'un mucus lubréfiant. Toutefois mon élève Camoin a pu démontrer que, chez les poules, ces glandes produi ent une diastase transformant l'amidon en glucose ; il a nettement établi ce résultat tant par des macérations de jabots que par une fistule habilement pratiquée. Sur une poule soumise au régime de la viande depuis 18 mois, Camoin a reconnu, à l'aide d'une fistule, que la secrétion du jabot n'intervertit plus l'amidon qu'avec une intensité trois fois moindre que chez les poules granivores. La poule en question a succombé trop tôt pour permettre de voir si, par contre, la production glandulaire n'attaquerait pas les albuminoïdes; elle s'est montrée sans action sur le blanc d'œuf dur. Ce résultat négatif n'est pas péremptoire, vu la résistance particulière de cette albumine coagulée et vu les commencements manifestes de digestion sur la viande

crue dont je trouvais des fragments dans le jabot des nombreux sujets que j'ai sacrifiés.

Quant au gésier, le poids, que j'ai pris comme signe de la variation, s'est considérablement réduit. On s'en rendait compte du reste rien qu'à regarder l'organe ; il paraissait vraiment moins important dans l'ensemble des viscères que chez les poules normales. Si l'on y pratiquait une coupe par son plus grand plan diamétral, on voyait tout de suite que la cavité était beaucoup moindre. Le revêtement corné, d'abord très épais et très dur, devenait de moins en moins résistant et, dans les dernières générations, il formait une simple peau qui adhérait à peine aux tissus sous-jacents et ne présentait que très peu de dureté. Cependant, sur sa tranche, la paroi musculaire a montré jusqu'au bout la même épaisseur *absolue* ; c'est-à-dire que tout de même elle a beaucoup diminué d'importance dans l'ensemble de l'organisme, puisque celui-ci est devenu beaucoup plus gros. Les muscles d'ailleurs s'étaient plus encore réduits en longueur.

On sait que les oiseaux granivores ont l'habitude d'ingérer d'assez volumineux cailloux qui font, sous l'action des muscles du gésier, l'office de meules pour triturer les graines. Mes animaux, placés sur un sol fait de sable et de graviers, ne manquaient pas à cette pratique. A la première génération granivore, les cailloux recueillis à l'autopsie étaient à peu près en moyenne de la grosseur d'un pois ou d'un haricot, quelques-uns même plus gros. Insensiblement, les cailloux ingérés diminuèrent, devinrent plus petits et, à l'avant-dernière et à la dernière génération, on ne trouvait plus que des grains de sable, gros comme la tête d'une épingle ordinaire.

Le gésier servait donc encore d'estomac triturant pour achever la séparation des fibres de la viande ; mais ce rôle était moins difficile que dans le cas des graines, exigeait moins d'efforts et se restreignait de lui-même. J'aurais pu, en plaçant mes animaux par exemple sur un sol de bitume ou d'asphalte, empêcher totalement l'ingestion de tout corps solide et obtenir très probablement une plus forte réduction du gésier ; mais je n'ai pas

voulu les obliger à agir autrement qu'ils ne l'eussent fait d'eux-

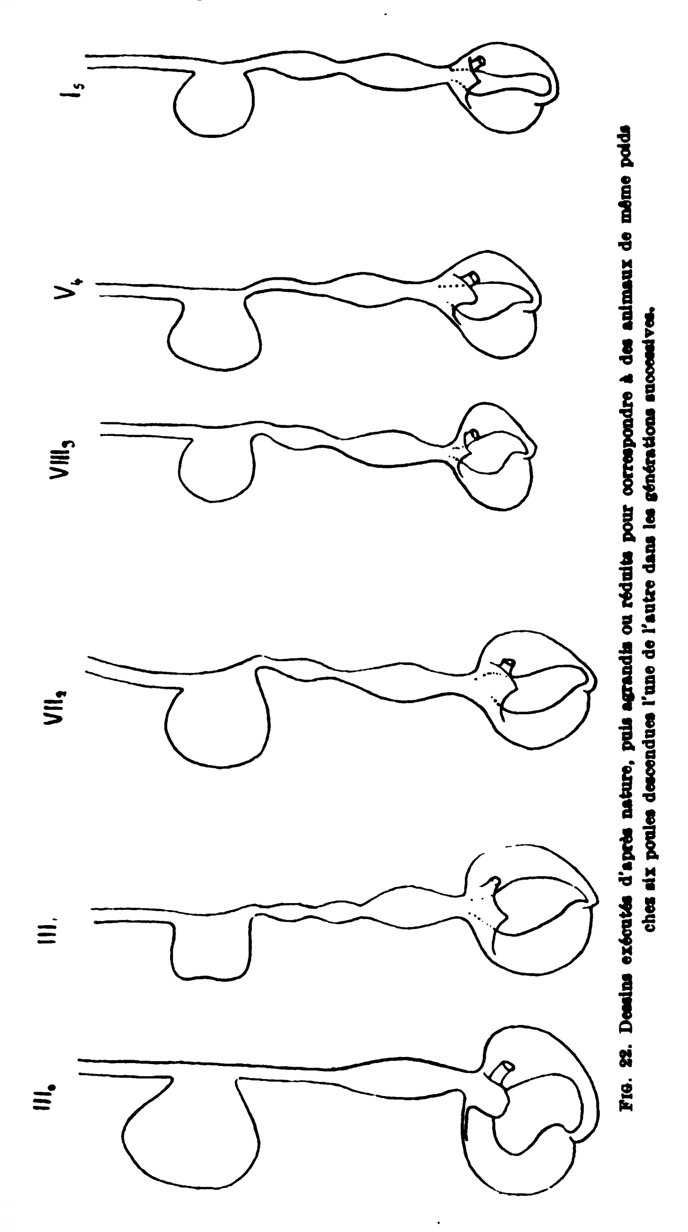


Fig. 22. Dessins exécutés d'après nature, puis agrandis ou réduits pour correspondre à des animaux de même poids chez six poules descendues l'une de l'autre dans les générations successives.

mêmes dans la nature. Au surplus, la vie sur un sol artificiel

eût amené des modifications particulières sur les ongles que je tenais à observer dans les conditions normales.

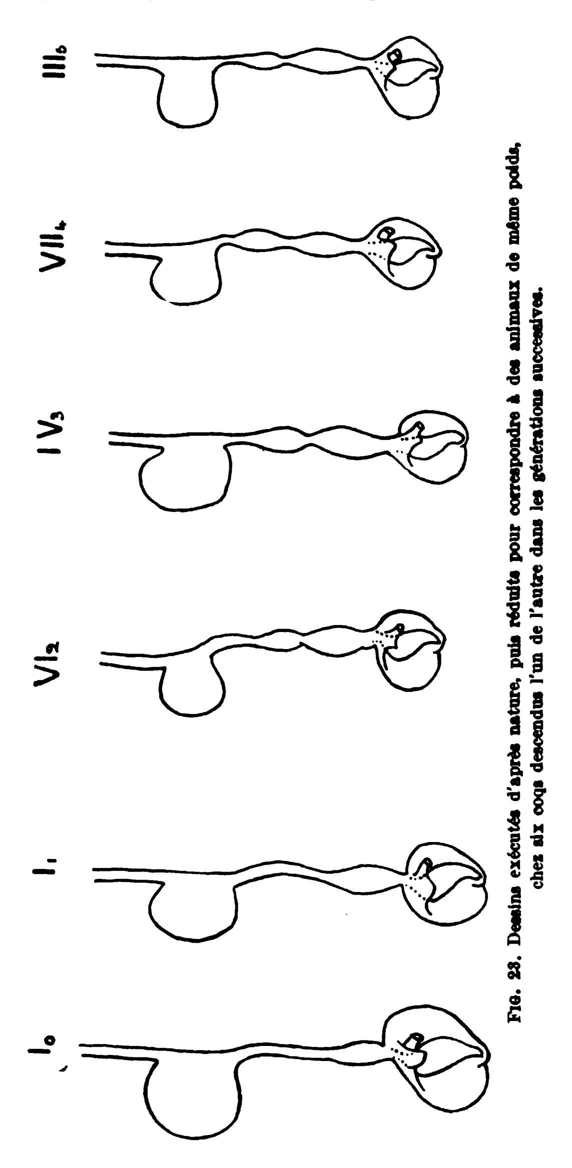


Fig. 23. Dessins exécutés d'après nature, puis réduits pour correspondre à des animaux de même poids, chez six coqs descendus l'un de l'autre dans les générations successives.

Ayant pris aussi des séries de pesées sur l'estomac entier, c'est-à-dire gésier et ventricule succenturié ensemble, j'ai obtenu

une seconde courbe exactement parallèle à celle du gésier seul, c'est-à-dire toujours équidistante de celle-ci. Cela prouve que le ventricule succenturié apporte à toute génération un *poids relatif* constant, qu'il ne varie pas en poids par rapport au reste de l'organisme.

L'étude de la variation des organes par les courbes, que j'ai tracées et reproduites, est la plus claire et la plus démonstrative pour certains esprits, pour ceux notamment qui ont été formés par la culture mathématique. D'autres esprits, non pas inférieurs mais différents, se représentent avec peine les rapports exacts entre cette symbolique et la réalité dont elle sort. Ils auraient plus de satisfaction à voir la série même des pièces anatomiques ou tout au moins à en examiner des dessins fidèles. La représentation par dessins il est vrai, n'étant que la projection sur un plan, n'intéresse que deux dimensions des organes et, pour ceux en particulier dont j'ai, d'autre part, évalué la variation par le volume ou le poids, c'est-à-dire par trois dimensions, il peut ne pas y avoir rigoureuse concordance entre les deux sortes de représentations. En outre le dessin fait sur chaque animal est individuel et se dégage moins des accidents personnels que les courbes faites avec des moyennes, tout au moins avec celles d'un couple.

Néanmoins, il y a accord dans l'ensemble et comme, au surplus, l'examen de la forme est du plus haut intérêt, j'ai représenté la variation réalisée par une série de dessins (fig. 22, 23, 24 et 25).

En disséquant chacun des animaux en expérience j'avais pris relativement au tube digestif, depuis l'entrée du jabot jusqu'au gésier compris, un croquis grandeur nature et tout à fait exact quant aux dimensions. L'examen ultérieur et la comparaison de tous ces dessins montre, avec une parfaite netteté, la réduction du jabot et du gésier dont nous avons parlé ; mais, vu la différence de taille et de poids des divers animaux, elle ne permet pas d'avoir une *mesure juste* du phénomène.

Le régime carnivore a dans l'ensemble augmenté le poids,

comme je l'ai déjà dit, et fait croître les animaux. Si ce résultat avait été le seul, s'il y avait eu simple accroissement homothétique de tous les organes, *sans changement de la forme animale*, les réductions de tous les dessins, effectuées proportionnellement aux poids des animaux correspondants, devraient toutes coïncider, être un seul dessin.

Une preuve objective peut en être donnée par la comparaison des deux poules II_0 et III_0 de la génération granivore initiale. Elles différaient, comme nous l'avons déjà remarqué, non seulement par la taille mais par la race ; elles étaient toutefois de la même espèce et représentaient le même complexe organique défini. A la fin de l'expérience III_0 pesait 1917 grammes et II_0 1354 grammes soit 29 % de moins. En augmentant de 29 % le dessin exécuté sur II_0 on obtient identiquement le même gésier que celui de III_0 grandeur nature (fig. 22 et 24).

Si les dessins, agrandis ou réduits de façon à correspondre à un animal toujours de même poids, ne sont pas identiques, leur différence traduira exactement le déséquilibre organique, c'est-à-dire le changement de forme.

Des changements de forme définis de la sorte peuvent être et ont été constatés entre les jeunes et les adultes de la même espèce, ou entre les mâles et les femelles, ou entre animaux de même type mais de taille très différente à l'état adulte, comme le sont par exemple un moineau et un vautour ou mieux encore un chat et un tigre. Dans le cas que nous envisageons, il s'agit d'adultes de la même espèce, du même sexe et du même âge, la différence de forme, si elle existe, résulte donc exclusivement de la différence du régime alimentaire, la seule variable introduite.

Examinons d'abord une série de dessins provenant des femelles comprises dans des couples descendant les uns des autres. Le tableau suivant donne l'échelle des réductions (signe —) ou des accroissements (signe +) qu'ont subis les dessins en prenant pour unité le poids d'une des poules.

POULES	POIDS TOTAL	VALEUR	MODIFICATION AU DESSIN
III_0	1917	1	0
III_1	1959	1,02	— 2 %
VII_2	1905	0,99	+ 1 %
VIII_3	2243	1,17	— 17 %
V_4	2465	1,28	— 28 %
I_5	2425	1,26	— 26 %

Les modifications ci-dessus ont été effectuées avec le compas de réduction, dont les deux branches étaient réglées à chaque opération sur une échelle divisée en millimètres. Les divers dessins fixés côte à côte ont ensuite été tous uniformément réduits par la photographie.

La série de la figure 22 met sous les yeux d'une manière frappante la réduction organique poursuivie pendant six générations. Ce procédé d'évaluation me semble rigoureusement exact, mais, pour ceux qui en douteraient, ajoutons qu'il nous donne seulement une mesure plus juste du phénomène et que ce dernier apparaîtrait sans cela. Par exemple les organes de la dernière poule ont été réduits de 26 %, soit environ 1/4; si même on leur rendait ce quart, encore seraient-ils bien au-dessous des organes de la première poule qui en sont presque le double. Autrement dit, il y a non seulement réduction relative, mais aussi réduction absolue.

Nous avons fait la même opération pour les mâles de ces couples suivant le tableau ci-dessous qui rapporte leurs poids à celui de la poule III_0 précédemment choisie pour unité.

COQS	POIDS TOTAL	VALEUR	MODIFICATION AU DESSIN
I_0	2544	1,32	— 32 %
I_1	2458	1,28	— 28 %
VI_2	2905	1,51	— 51 %
IV_3	3100	1,61	— 61 %
VII_4	3650	1,90	— 90 %
III_5	3650	1,90	— 90 %

La série des figures établit toujours la même suite de réduc-

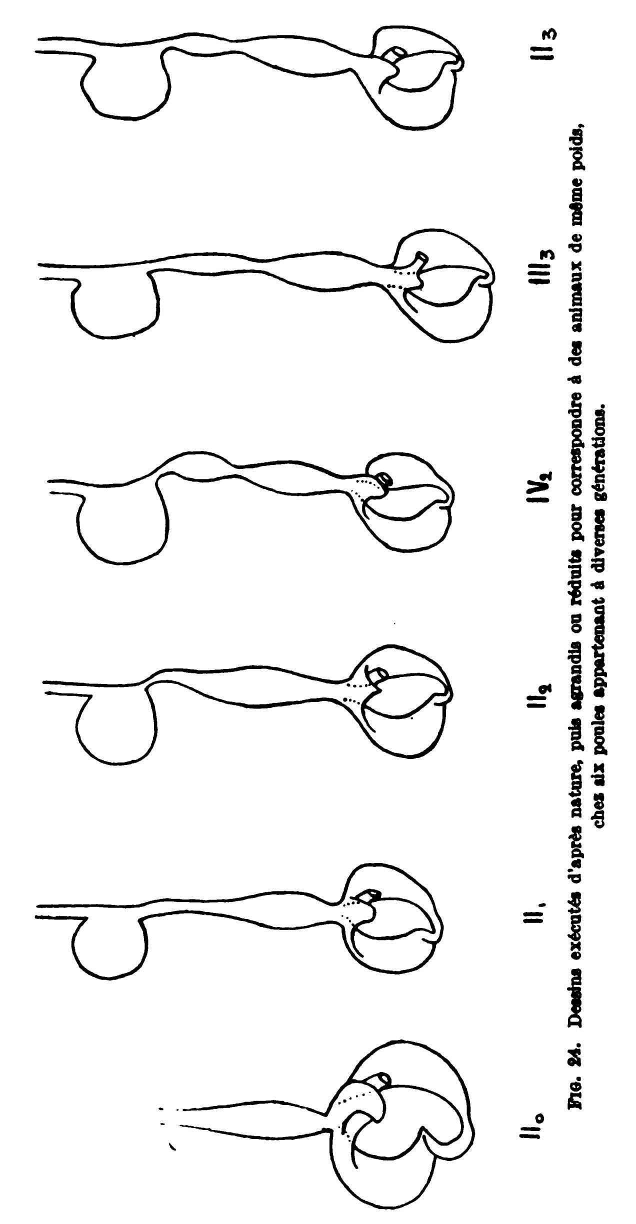


Fig. 24. Dessins exécutés d'après nature, puis agrandis ou réduits pour correspondre à des animaux de même poids, chez six poules appartenant à diverses générations.

tions, très sensibles dans les premières générations, moins dans

les suivantes; c'est une représentation concordante avec ce que nous avons déjà obtenu par le tracé des courbes.

La comparaison des figures 22 et 23 montre d'une façon saisissante la faiblesse relative des organes alimentaires chez les mâles. Ces animaux considérés, ainsi que nous l'avons fait, comme ne pesant pas plus qu'une femelle ont un tube digestif beaucoup plus faible que celle-ci. C'est l'expression d'un cas du dimorphisme sexuel, phénomène dont je me propose de suivre la variation avec le régime dans un autre chapitre.

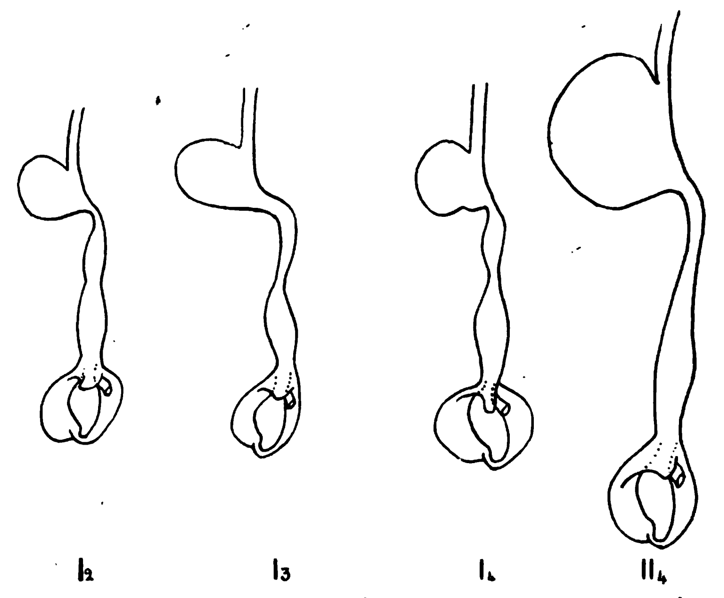


FIG. 25. Dessins exécutés d'après nature, puis réduits pour correspondre à des animaux de même poids, chez quatre coqs plus ou moins malades.

Les couples qui se sont reproduits cinq générations de suite et dont, au résumé, la stérilité est le plus tardivement survenue sont formés des animaux qui ont le mieux résisté à l'intoxication du nouveau régime, qui se sont le mieux prêtés à l'élimination nécessaire, qui se sont, en un mot, le mieux adaptés. Leur variation est donc la plus rapprochée de la règle et, si elle s'écarte un peu de celle-ci, puisque la règle exacte serait l'hyperbole équilatère qu'ils ne suivent pas tout à fait, ce sont eux qui s'en

écartent encore le moins. C'est une nouvelle raison de croire bien établie notre loi de régression que de voir les animaux les plus normaux s'en rapprocher le plus.

Considérons en effet une série de six autres poules appartenant aux premières générations (fig. 24). Voici l'échelle de réduction des dessins :

POULES	POIDS TOTAL	VALEUR	MODIFICATIONS AUX DESSINS
II_0	1354	0,71	+ 29 %
II_1	1907	0,99	+ 1 %
II_2	1912	1	0
IV_2	2014	1,05	— 5 %
III_3	1900	0,99	+ 1 %
II_3	1860	0,97	+ 3 %

Les dessins montrent encore une réduction, mais moins franchement poursuivie que dans le cas précédent. Ces poules, qui s'écartent de la normale par une stérilité plus précoce, s'en écartent aussi par une moindre réduction relative du gésier et du jabot. Ceci tient à ce que, étant plus intoxiquées que les autres, leur poids a faibli davantage et se trouve moins près de ce qu'il devrait être ; par suite les rapports des organes aux poids deviennent trop forts dans les dernières générations.

Puisqu'il s'agit d'arguments détaillés pour renforcer la conclusion par laquelle nous avons légitimé l'hyperbole équilatère comme expression de la loi de réduction organique dans l'adaptation, je vais encore mettre sous les yeux les organes digestifs de quatre coqs empruntés à trois générations successives.

Les dessins (fig. 25) sont à l'échelle de réduction suivante :

COQS	POIDS TOTAL	VALEUR	MODIFICATIONS AUX DESSINS
I_2	2800	1,46	— 46 %
I_3	2700	1,41	— 41 %
I_4	2735	1,42	— 42 %
II_4	2127	1,11	— 11 %

Ces coqs sont parvenus à l'état adulte, ont parcouru leur année de vie presque entière, manifestement toutefois leurs poids sont trop faibles. C'est l'explication de la série paradoxale de leurs dessins qui montre un accroissement du tube digestif sous l'influence du régime carné. Tel est en effet le fait brut, il demande une interprétation et une critique.

En examinant les notes individuelles de ces animaux on trouve :

I_2 : normal.

I_3 : mort spontanément le 17 octobre 1903, après un jour de malaise, péritonite tuberculeuse, tubercules dans le foie, tumeur d'un testicule, etc...

II_4 : sacrifié le 11 mars 1904 — tuberculose intestinale avec envahissement du mésentère, trois petits tubercules dans le poumon — castration parasitaire (deux testicules = 1 gr. 9) — obstruction intestinale et dilatation consécutive du jabot, etc...

I_4 : sacrifié le 31 mai 1904. — Obstruction intestinale, troubles nerveux, péritoine épais, résistant, fibreux, pleine activité génitale (testicules 40 gr. 75) — début de tuberculose qui a peut-être déjà envahi les centres nerveux.

La faiblesse des poids n'est pas douteuse non plus que sa cause ; de là vient une moindre réduction relative des organes digestifs. Il est en effet visible que, dans $\frac{\omega}{P}$ c'est P qui est trop faible et qui donne au rapport une valeur trop grande. C'est la cause même que j'ai invoquée dès le début et que je répète. Si la réduction ne suit pas pour finir la marche indiquée par son commencement, c'est que le poids ne croît plus assez, tantôt brutalement comme dans les cas de maladies avérées, tantôt insidieusement par l'auto-intoxication du régime qui montre par ailleurs tant d'autres manifestations

Les indications convenablement critiquées de ces vingt-deux animaux nous conduisent donc toutes au même terme ; elles sont aussi instructives et même plus que celles d'une adaptation qui se fût poursuivie sans arrêt. Les autres animaux observés

sont morts ou trop jeunes, ou trop manifestement malades pour qu'il soit utile de mettre leurs organes en parallèle avec les autres.

CHAPITRE VI

VARIATIONS DU CŒUR, DU SANG ET DES GLOBULES SANGUINS

SOMMAIRE. — Les variations du cœur et de la quantité de sang sont peu appréciables. — Courbes de ces variations. — Numération de globules dans une génération granivore et une carnivore. — Variations de ces nombres au cours de la vie. — Construction de courbes comparatives pour les mâles. — Les mêmes courbes pour les femelles groupées en deux races. — Courbes rythmiques à deux dépressions. — Etude du rapport de ce phénomène avec l'activité génitale. — Le régime carné combat efficacement l'anémie résultant de la dépense génitale mâle. — Comparaison du rythme de l'anémie et du rythme de la ponte. — L'anémie correspond à la préparation des œufs et non à leur émission. — Le régime carné tend à rendre les deux phénomènes contemporains, c'est-à-dire à accélérer la ponte.

Le cœur étant un des organes sur lesquels le dimorphisme sexuel s'accuse avec le plus d'importance et la quantité de sang étant dans le même cas, il est absolument nécessaire de n'instituer à leur égard de comparaisons que dans des couples successifs, pour chacun desquels on prend la moyenne des valeurs chez le mâle et chez la femelle.

La quantité de sang a été évaluée de la façon suivante : les animaux ont toujours été sacrifiés par saignée pratiquée en sectionnant, suivant l'usage banal, les veines du palais et de l'arrière-bouche ; le sang était recueilli dans une capsule de porcelaine de poids connu et pesé aussitôt.

Le cœur était pesé seul, c'est-à-dire débarrassé des gros troncs artériels et veineux, coupés dès leur naissance, ainsi que de la graisse qui s'accumule facilement dans le sillon entre les oreillettes et les ventricules.

Les résultats de ces diverses mesures rapportées à cent grammes de poids total avant la mue sont rassemblés ci-dessous :

GÉNÉRATIONS	SANG	CŒUR
P_0	3,59	0,43
P_1	3,90	0,46
P_2	3,63	0,42
P_3	3,87	0,37
P_4	4,31	0,43
P_5	4,31	0,40

La courbe exprimant cette variation est construite de la façon suivante. Le temps est porté en abscisses en comptant 25 m/m pour la durée d'une génération et, sur les ordonnées, on compte 1 m/m par *décigramme* de sang pour cent grammes de poids total et 1 m/m par *centigramme* de cœur dans les mêmes conditions. La variation de ce dernier organe est donc figurée par une échelle verticale dix fois plus grande que celle du sang, dans le seul but pratique de rendre les deux variations également visibles.

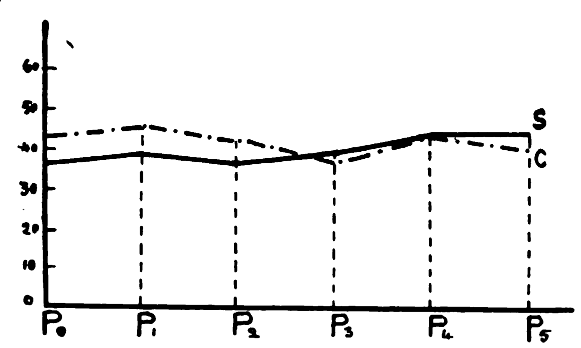


FIG. 26. Courbes de la variation du sang et du cœur dans les générations successives. Rapports du poids à 100 gr. du poids total.

L'examen des courbes montre qu'il n'y a aucun changement dont on puisse faire état avec certitude. Si même on observe que les derniers rapports devraient être un peu baissés, comme je l'ai longuement expliqué précédemment, on trouve que la quantité de sang est demeurée tout à fait constante, tandis que le poids du cœur a subi une petite baisse ; celle-ci est bien nette mais trop faible pour que l'on puisse y attacher une grande importance.

Après avoir enregistré cette constance qui n'est pas sans intérêt, il faut, à l'égard du sang, relever d'autres observations qui sont fort curieuses.

Pendant les deux premières générations, j'ai effectué, environ chaque quinzaine, un comptage de globules sur une goutte de sang, prise par piqûre à la crête des animaux. Voici d'abord les données numériques relevées avec le compte-globules Malassez ; elles s'entendent par centimètre cube de sang à la condition d'ajouter quatre zéros à la droite de chacun des nombres inscrits dans les colonnes de notre tableau.

DATES	Jours de vie	I_0 coq	II_0	III_0	I_1 coq	II_1	III_1
31 déc. 1900	160	»	»	»	205	200	304
7 janvier 1901	167	304	264	349	»	»	»
14 —	174	»	»	»	265	296	301
21 —	181	226	289	242	»	»	»
28 —	188	»	»	»	245	352	204
4 février	195	342	349	163	»	»	»
11 —	202	»	»	»	289	314	252
18 —	209	441	304	287	»	»	»
25 —	216	»	»	»	325	283	204
4 Mars	223	370	299	306	»	»	»
18 —	237	»	»	»	338	265	170
1er avril	251	327	160	265	»	»	»
15 —	265	»	»	»	287	240	216
29 —	279	396	247	217	»	»	»
15 mai	295	»	»	»	350	210	294
3 juin	314	389	342	218	402	168	276
8 juillet	349	399	250	couve	365	287	213
2 septembre	405	334	183	218	433	178	328
26 —	429	280	151	382	323	249	178
2 novembre	465	352	266	251	421	230	319
Totaux.	»	4.160	3.104	2.898	4.243	3.272	3.259
Moyennes..	»	3.466.666	2.586.666	2.634.545	3.263.846	2.516.923	2.506.923

Tout d'abord, si l'on se borne à considérer les totaux et les moyennes, ces dernières obtenues en divisant chaque total par le nombre des opérations qui l'ont fourni, on remarque que les animaux nourris au grain ont tous régulièrement un sang plus riche en globules que les animaux nourris à la viande, à la condition seule de comparer entre eux les mâles et entre elles les

femelles. Ce résultat est de quelque intérêt, mais il est difficile de s'en contenter.

Le nombre des globules sanguins est, en effet, bien loin d'être une donnée constante pour chaque animal dans le cours d'une vie ; il peut même varier plus que du simple au double, si l'on considère les nombres extrêmes. Chaque animal subit une alternance d'anémies et d'hyperhémies relatives. Les oscillations que nous apercevons sont-elles dues au hasard, c'est-à-dire à des causes complexes qui doivent nous demeurer inconnues, ou bien suivent-elles un rythme commun avec quelqu'une des grandes manifestations physiologiques de l'état adulte ? — avec la ponte, notamment, qui, elle aussi, subit des fluctuations. Pour le savoir, j'ai construit les courbes des variations dans le nombre des globules sanguins.

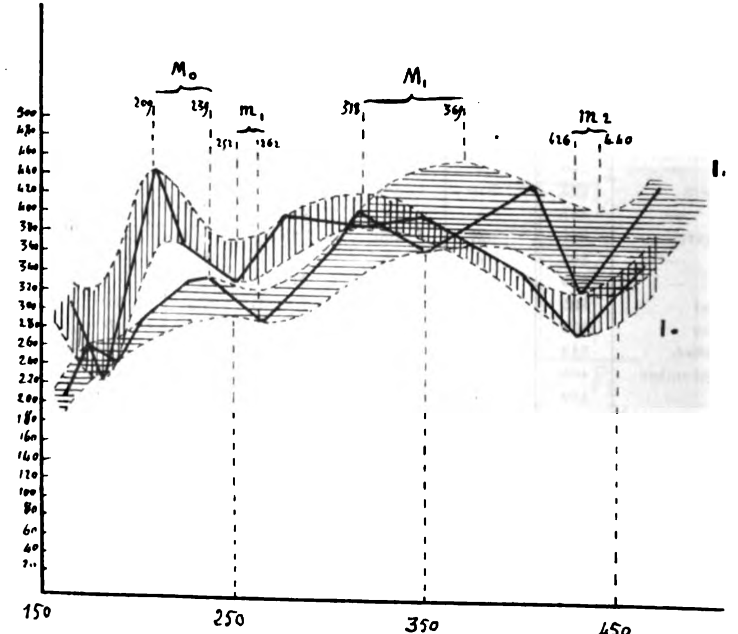


FIG. 27. Variation dans le nombre des globules sanguins, au cours d'une année de vie chez deux coqs, l'un granivore, l'autre carnivore.

Je prends pour abscisses les temps à raison de 1 m/m pour deux jours de vie et pour ordonnées le nombre des globules

(sans les quatre zéros) à raison de 1 $^m/_m$ pour quatre unités, par exemple une ordonnée de 60 $^m/_m$ correspond au nombre 240 pour les globules ou à 2.400.000 globules par centimètre cube de sang.

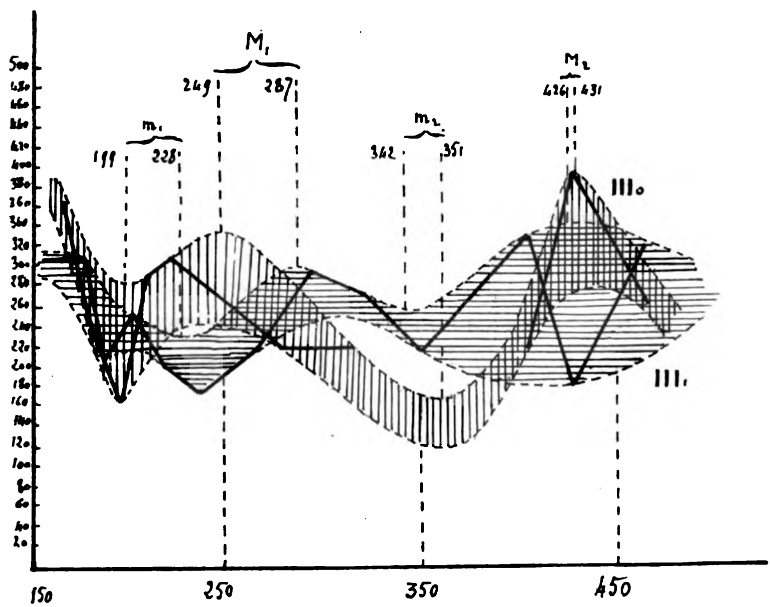


Fig. 28. Variation dans le nombre des globules sanguins, au cours d'une année de vie, chez deux poules, groupées d'après les qualités de race ; ce groupe contenant un animal granivore III_0 et un carnivore III_1.

En construisant ces courbes on fait de suite plusieurs remarques :

1° — D'abord il y a des oscillations de détail et des oscillations d'ensemble. Pour conserver les unes et les autres, toutes les courbes comprennent des traits pleins joignant directement les divers points obtenus, puis des traits interrompus qui réunissent, en suivant la continuité, les minima et les maxima des tracés précédents. Chaque courbe fournit deux de ces lignes en traits interrompus ; elles enferment une surface plane qui a été couverte de hachures horizontales s'il s'agit d'un animal carnivore, verticales s'il s'agit d'un granivore. Les ondulations

de la surface représentent les oscillations générales de l'anémie et de l'hyperhémie.

2° — On s'aperçoit encore que les courbes relatives aux mâles et celles relatives aux femelles ont des allures très différentes. La figure 27 représente les courbes des deux mâles mises à part.

3 — Parmi les quatre femelles les courbes se groupent deux à deux, non d'après un même régime mais d'après les caractères de race que nous avons signalés dès le début (1). D'où une figure (fig. 29) pour la variation des globules sanguins chez II_0 et II_1 et une autre pour III_0 et III_1 (fig. 28).

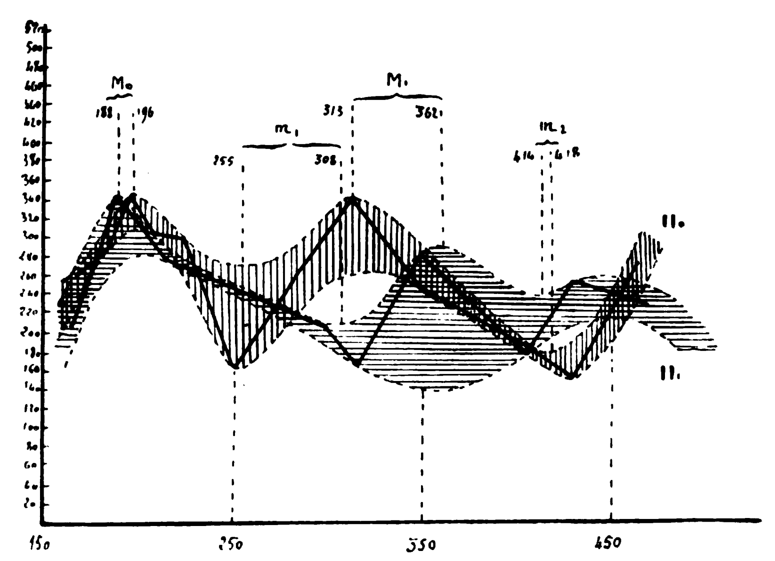


Fig. 29. Variation dans le nombre des globules sanguins, au cours d'une année de vie, chez deux poules groupées d'après les qualités de race ; ce groupe contient un animal granivore II_0 et un carnivore II_1.

4° — Enfin, ces courbes, malgré leurs dissemblances de détail, offrent toutes le caractère commun d'être des courbes à deux vallées, c'est-à-dire qu'elles présentent deux minima m_1 et m_2 séparés par un maximum M_1. Avant de se creuser en la première vallée m_1, elles ont toutes un premier maximum M_0.

(1) Voir p. 157.

Ce n'est pas la première fois que nous voyons ainsi la vie annuelle d'une poule manifester un rythme oscillatoire à deux ondes ; nous l'avons déjà remarqué à propos de l'excrétion des produits azotés solubles ; nous le verrons plus tard pour la ponte. Essayons d'analyser d'un peu près la manifestation qui s'offre actuellement à nous, celle relative à la richesse du sang en hématies et, pour cela, examinons d'abord les courbes des mâles.

Elles sont aussi à deux vallées avec deux maxima M_0 et M_1 et deux minima m_1 et m_2. Le premier maximum marque l'arrivée en santé à l'état adulte, avant toute activité génitale et il est important de constater que, chez le coq nourri au grain, ce maximum est à la fois plus précoce et plus élevé que pour le coq nourri à la viande.

Cependant suivons individuellement chacun des deux animaux et commençons par le granivore I_0. Les diverses fonctions ayant les unes sur les autres un profond retentissement, nous sommes obligés d'anticiper ici sur la question de la ponte, que nous traiterons plus au long, chapitre VII, p. 233, en donnant les courbes relatives à cette fonction.

Le premier maximum M_0 a lieu au 209e jour. Or les deux poules qui sont avec le coq I_0 ont commencé à pondre : II_0, le 184e jour et III_0 le 247e jour. La date du maximum en question correspond donc au début de l'activité génitale, époque à partir de laquelle l'exercice de la fonction va faire baisser constamment le nombre des globules chez le mâle. Ce nombre atteint un premier minimum m_1 au 252e jour, moment auquel le coq féconde pleinement ses deux poules, dont le premier maximum de ponte est le 290e jour.

Après cela, l'anémie cesse peu à peu et l'amélioration maxima M_1 a lieu au 318e jour qui correspond à un répit génital, dû à la mise en incubation d'une des poules (III_0) et à la baisse homologue dans la ponte de l'autre (II_0).

Enfin, nouvelle baisse et nouveau minimum au 426e jour correspondant au deuxième maximum dans la ponte des deux femelles atteint le 420e jour.

Il n'est donc pas douteux que, chez le coq, l'oscillation de l'anémie et de l'hyperhémie ne suive la suractivité ou le repos génital.

Voyons maintenant le deuxième mâle, I_1. Sa courbe est aussi à deux vallées ou à deux flexions, mais son allure générale est en remontant tandis que la précédente allait en baissant. Donc, si ce coq carnivore ressent encore l'anémie de la suractivité génitale, c'est à un moindre degré : le régime carné est plus favorable que le régime des grains pour combattre cette dépression précise. *Le régime de la viande paraît supérieur pour réagir contre la fatigue organique, spécialement l'anémie, provenant de la suractivité génitale chez le mâle.*

Est-il encore vrai que les maxima et les minima même légers de cette courbe ascendante traduisent les variations de la fonction génitale ?

Le maximum M_0 est au 239e, jour suivant de près l'établissement de la ponte chez les femelles (202e et 218e jours). Un premier minimum m_1 assez faible apparaît au 262e jour quand les deux poules à la fois pondent régulièrement, le maximum de leur ponte étant au 300e jour. La courbe de globules du coq traverse un nouveau maximum M_1 le 369e jour, accusant un répit de la fonction qui coïncide exactement avec le minimum de ponte chez les femelles inscrit le 370e jour. Enfin un deuxième minimum m_2, assez peu marqué d'ailleurs, survient au 440e jour et tombe dans la seconde reprise de ponte, du 370e au 470e jour, avec maximum au 390e jour.

Si nous examinons maintenant les courbes des femelles, groupées deux par deux suivant les affinités de race (fig. 28 et 29), nous y constatons d'abord, en tous cas, les deux vallées comme nous l'avons déjà dit. Nous pouvons voir en plus dans chaque groupe que le régime carné repousse dans le temps les points m_1 et M_1 et avance m_2 ; autrement dit, il concentre les phénomènes dans une plus brève durée.

Mais quel rapport tout cela peut-il avoir avec la ponte ? J'ai eu les plus grandes difficultés pour trouver une relation quel-

conque et je finissais par croire qu'il n'y en avait aucune, quand j'ai enfin reconnu dans les phénomènes une certaine sériation qu'il est intéressant de signaler.

Les courbes de ponte que je donne au chapitre VII sont faites avec les moyennes de toutes les poules vivant avec un même coq ; j'ai dû construire des courbes individuelles pour les quatre femelles étudiées ici, puisque j'avais des courbes individuelles pour la variation des globules. Ces courbes individuelles de ponte ressemblent fort aux courbes moyennes, aussi n'est-il pas utile de les reproduire ; prenons simplement note de leurs points remarquables.

FEMELLES	DÉBUT DE LA PONTE	1er MAXIMUM	MINIMUM (Incubat.)	2e MAXIMUM	FIN DE LA PONTE
III_0	250e jour	290e jour	370e jour	420e jour	480e jour
III_1	210e —	310e —	360e —	390e —	470e —
II_0	190e —	290e —	380e —	420e —	480e —
II_1	220e —	305e —	360e —	390e —	470e —

Pour comparer entre elles les courbes de pontes et les courbes de globules, il faut simplifier les données trop abondantes du problème et retenir seulement qu'il s'agit de deux phénomènes oscillatoires dont nous voulons confronter les rythmes. A cet effet il convient de conserver rigoureusement les *rythmes*, c'est-à-dire de pointer exactement en abscisses les temps auxquels surviennent les divers maxima et minima dans les deux cas. Mais il n'est aucunement utile de conserver les *amplitudes* des oscillations, puisqu'il s'agit de deux phénomènes différents, la ponte et le nombre de globules, qui ne sont pas comparables en grandeur. Nous simplifierons singulièrement les tracés et les rendrons plus lisibles en adoptant une amplitude constante, c'est-à-dire en mettant, pour chaque poule, tous les minima de ponte ou de globules sur une même ligne horizontale et tous les maxima de ponte et de globules sur une autre ligne. Cela fait, nous joindrons entre eux les maxima et les minima de ponte et entre eux les maxima et les minima de globules. Nous aurons

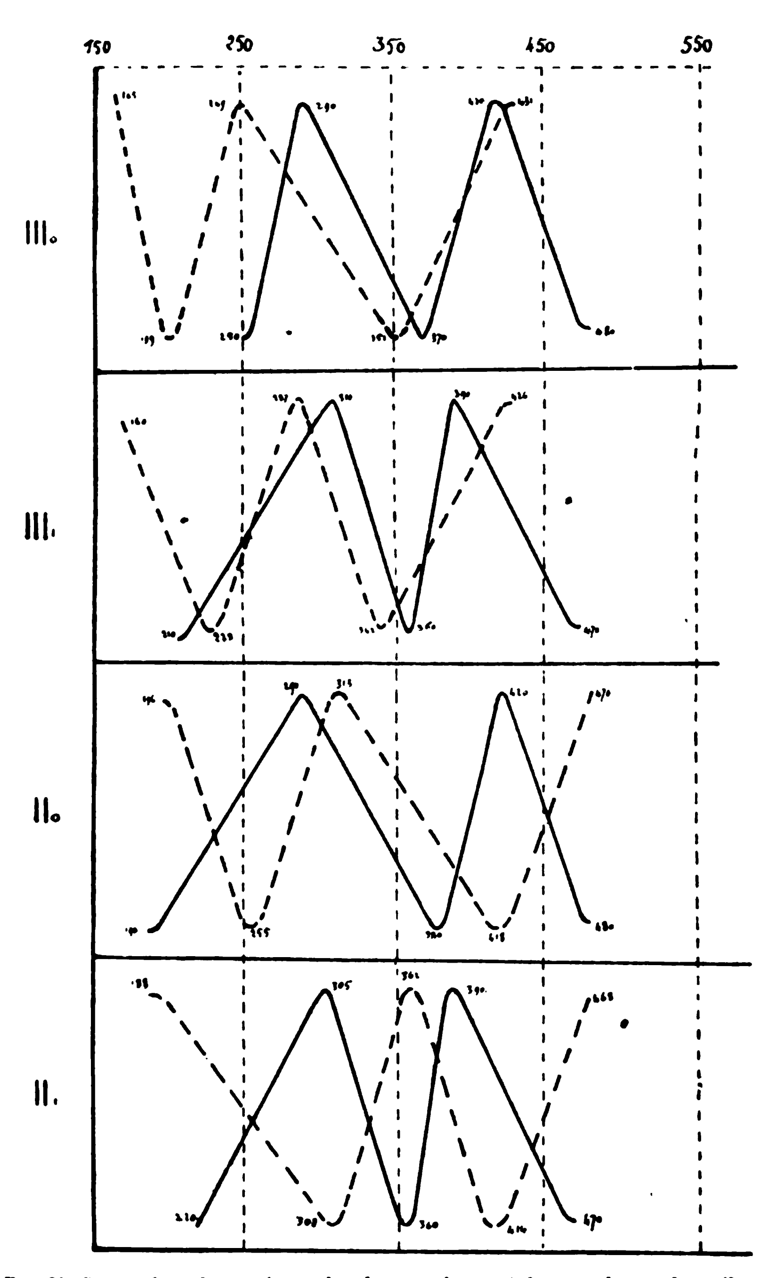


FIG. 30. Comparaison chez quatre poules, deux granivores et deux carnivores, des rythmes de la ponte — et de l'anémie - - -

alors deux courbes dont les rythmes oscillatoires seront faciles à confronter.

La figure 30 représente ces diverses opérations graphiques faites successivement sur les quatre femelles; les courbes en traits pleins figurent les oscillations de la ponte, les courbes en traits interrompus, celles de la richesse du sang en hématies.

Il faut, en premier lieu, remarquer sur la série qui va de haut en bas dans notre dessin, que les deux courbes sont d'abord successives, c'est-à-dire représentent des oscillations semblables qui se suivent dans le temps; puis que, par recul de la courbe des globules dans le temps, équivalant à un déplacement vers la droite, en même temps que par avancement de la ponte et par déplacement de sa courbe vers la gauche, les deux tracés finissent par empiéter l'un sur l'autre, de telle sorte qu'enfin les minima d'une courbe correspondent aux maxima de l'autre.

Si l'on considère comme expression de la ponte l'*émission des œufs*, phénomène que nous avons suivi et mesuré, les rapports de l'anémie et de la ponte semblent d'après ces courbes incertains et contradictoires. La contradiction disparaîtrait si l'on cherchait une concordance entre la richesse en globules et la *préparation des œufs*, large différenciation qui représente pour l'organisme le vrai travail, l'expulsion de l'œuf n'étant plus que la terminaison plus ou moins prompte d'un événement alors accompli dans son principal.

Un fait de connaissance banale nous dirige vers cette interprétation. Les aviculteurs et les fermières savent qu'une poule annonce sa ponte, plus ou moins prochaine, par la rougeur des ouïes et de la crête; c'est l'hyperglobulie qui se traduit par notre maximum M_0. Dans la race à laquelle appartient III_0 cette rougeur prémonitrice précède de beaucoup l'émission du premier œuf, elle le précède de 85 jours, c'est-à-dire de près de trois mois. Dans la race de II_0 (issue de Houdan) la rougeur et le début de la ponte sont des phénomènes presque contemporains; cette race est considérée comme bonne pondeuse. Observons même que pour III_0 une deuxième rougeur, presque contem-

poraine du premier œuf, a le temps de se manifester ; c'est elle qui passe banalement pour prémonitrice du premier œuf, elle correspond en réalité à la préparation de la seconde ponte pendant que s'effectue la première.

Si maintenant nous envisageons l'hypothèse que l'hyperglobulie, phénomène important, correspond en tous cas au début du travail de la différenciation des œufs et l'anémie consécutive à la réalisation de ce travail organique, nous serons conduits à penser que dans le type II_0 il y a émission sans retard, au fur et à mesure de la différenciation, c'est en cela que consiste le fait d'être bonne pondeuse, tandis que dans le type III_0 il y a une sorte de *mise en charge* dans l'ovaire, une différenciation étendue avant le départ du premier œuf.

Chaque section de ponte ascendante reflète une différenciation, antérieure ou contemporaine, avec section descendante dans la courbe des globules. Le régime de la viande a pour effet, dans chaque race, de rapprocher dans le temps les deux sections correspondantes, de rendre contemporain ce qui était successif, de réduire la mise en charge, d'activer en un mot la fabrication des albuminoïdes et de supprimer pour ces substances une longue élaboration avec production de *réserves* durables.

Il est, semble-t-il, fort intéressant de suivre ainsi le retentissement profond du changement de régime sur toutes les fonctions ; on en retire cette conséquence de la dépendance étroite, intime, de l'organisme et du monde ambiant. Et la modification dans le travail ovarien ne peut être évidemment sans atteindre aussi le résultat même de ce travail, c'est-à-dire la substance de l'œuf.

CHAPITRE VII

VARIATIONS DE LA PONTE

Sommaire. — Importance de la ponte comme fait biologique. — Variations dans le nombre et dans le poids des œufs. — Grand accroissement suivi de baisse. — Œufs à deux jaunes, œufs sans coquille. — Accroissement de leur fréquence. — Poules mangeuses d'œufs. — Développement progressif de l'instinct germicide. — Vitesse de ponte à chaque génération. — Distinction de deux pontes successives chez les poules. — Le régime carné accroît la seconde ponte. — Variations dans l'importance des mues. — Parallélisme avec la variation hépatique et rénale.

La ponte, fort abondante chez les Gallinacés sauvages, est devenue, chez la poule domestique, tellement considérable qu'elle représente une fabrication d'albuminoïdes de trois à six fois plus importante que celle à laquelle l'animal doit pourvoir pour la construction de son propre corps.

C'est donc une fonction capitale dont l'étude détaillée s'impose. J'ai pris soin de faire recueillir tous les œufs pondus et de les faire peser le jour même de la ponte ; l'œuf, en effet, subit ensuite et sans doute par évaporation une perte de poids qui peut aller jusqu'à plusieurs grammes. Les œufs pondus ont été ainsi presque tous directement pesés. Pour quelques-uns, cependant, cela n'a pas été possible, soit parce qu'ils étaient pondus sans coquille, soit parce que, malgré les précautions prises, ils étaient mangés par les poules.

On verra à l'appendice le décompte exact de ces cas ; j'ai attribué à chacun des œufs écrasés ou mangés et reconnu à ses débris, le poids moyen de l'œuf à la génération courante, calculé à la fin de la saison. L'erreur, s'il peut en résulter de ce fait, est parfaitement insignifiante.

Je réunis en tableaux les nombres et les poids d'œufs produits en distinguant les descendantes des deux premières poules mises en expérience.

POULES	NOMBRE DES ŒUFS par POULE	NOMBRE MOYEN des ŒUFS	POIDS DE LA PONTE PAR POULE	POIDS MOYEN DE LA PONTE	POIDS MOYEN DE L'ŒUF
II_0	127	127	6 k. 671	6 k. 671	52 gr. 5
II_1	176	176	10 195	10 195	57 9
II_2	163		10 529		
IV_2	164	163.5	9 965	10 247	62 5
II_3 (1)	139		7 616		
III_3	151	146	9 614	8 615	59 4

Le second tableau est relatif à la descendance de III_0, moins bonne pondeuse, mais dont la race s'est perpétuée plus longtemps.

POULES	NOMBRE DES ŒUFS	POIDS DES ŒUFS	POIDS MOYEN DE L'ŒUF
III_0 (2)	67	4 k. 049	60 gr. 4
III_1	121	7 154	59 1
VII_2	174	10 270	59 »
VIII_3	145	8 048	55 5
V_4	122	8 432	69 1
I_5	96	6 101	63 5

L'examen de ces tableaux fait voir que dans tous les cas le changement de régime a beaucoup augmenté la production des œufs tant pour le nombre de ceux-ci que pour le poids produit. Il s'agit, je le répète, de poules dans leur première année et les nombres d'œufs pondus sont, dans ces conditions, très élevés. A la vérité, cet accroissement ne continue pas longtemps avec la même vitesse. Pour la série II_0 une décroissance se manifeste dès la seconde génération carnivore et pour la série III_0 dès la troisième. Le résultat total reste toujours supérieur à celui que produisent les poules granivores, mais la prolongation du régime n'amène pas une amélioration indéfiniment poursuivie, au contraire, il y a un maximum vite atteint.

(1) La poule II_3 a couvé.

(2) La poule III_0 a couvé.

Les deux courbes ci-jointes rendent sensible la marche du phénomène.

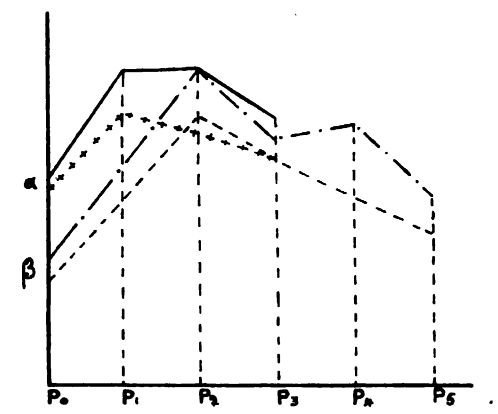


FIG. 81. Variations en nombre et en poids des œufs produits dans les générations successives.

On conçoit que cette indication présente un intérêt pratique considérable et, dès leur publication, mes premiers résultats furent mentionnés et commentés par tous les journaux agricoles. J'avais fait notamment remarquer que le goût des œufs ne semblait pas modifié d'une façon sensible non plus que celui de la chair des animaux en expérience. Il en serait tout autrement, paraît-il, relativement à la chair et aux œufs de poules nourries avec les débris d'équarrissage. Cela, je le crois sans peine, eu égard à la toxicité spéciale et bien connue de la viande de cheval, et surtout de vieux cheval, et encore après que les débris ont fermenté un temps plus ou moins long avant d'être absorbés par les poules. Je me suis placé dans le cas tout différent où mes animaux ont reçu chaque jour des débris de viande de boucherie fraîche et je parle de ce cas seulement.

Maintenant, même dans ce cas, s'il est parfaitement juste que les œufs ne m'avaient révélé aucun goût particulier dans les premières générations et jusqu'à la troisième, cela n'était plus exact pour les dernières et l'on percevait un léger goût difficile à définir mais que l'on pourrait traduire par l'expression « un goût fort ».

Le « goût fort » est l'épithète que l'on appliquerait aussi au fromage, au beurre rance, au gibier, etc., d'une façon générale à tout objet fermenté et riche en toxines. Les œufs auraient donc fini par participer à l'intoxication organique. D'autres preuves en seront données au chapitre suivant.

En résumé, la pratique usitée par les aviculteurs de donner aux poules de la poudre de viande pour les faire pondre est parfaitement justifiée ; on pourrait même aller, toute question d'économie à part, jusqu'à les nourrir exclusivement ainsi. Mais il n'y a pas intérêt à continuer le « forçage » plusieurs générations de suite et il vaut mieux prendre comme pondeuses pour les « forcer » des poules dont les mères n'ont pas été « forcées » elles-mêmes.

Le poids moyen de l'œuf subit des variations qui sont inscrites à la dernière colonne des tableaux. Dans tous les cas, il atteint un maximum à l'avant dernière génération, ce qui revient à dire que, lorsque l'œuf a dépassé son maximum, la *stérilité survient*, puisque, dans ces cas, les œufs ne se développent plus quoique fécondés. Dans les deux cas considérés, le maximum n'a pas été atteint semblablement ; dans le premier cas (série II_0) le maximum a été atteint par ascension régulière ; dans le deuxième (série III_0) il s'est produit d'abord une baisse lente suivie d'une brusque ascension.

Il arrive parfois, assez rarement il est vrai, que les poules domestiques pondent de gros œufs dont le poids varie entre 75, 90 et même 100 grammes ; on ne sait rien des conditions qui déterminent ces pontes anormales. Exceptionnellement, du moins je l'ai constaté une fois, la grosseur de ces œufs n'est due qu'à une surcharge en albumine, mais le plus souvent il y a deux jaunes inclus dans la coquille, parfois même c'est un œuf tout entier avec son jaune, son albumine et sa coquille qui est inclus dans un second. Le fait a été signalé notamment par BARNES, PHILIPPI, FRITSCH, SCHUMACHER, HERRICK et FÉRÉ.

Récemment la question des œufs à deux jaunes a été traitée

par G. H. PARKER (1), qui donne une bibliographie assez étendue du sujet ; je me borne à y renvoyer le lecteur. Je veux seulement montrer la façon dont varie la production de ces œufs monstrueux avec la prolongation du régime carné.

GÉNÉRATIONS	ŒUFS A 2 JAUNES	NOMBRE TOTAL DES ŒUFS	POURCENTAGE
P_0	0	194	0
P_1	7	297	2,35
P_2	0	551	0
P_3	9	435	2,06
P_4	42	122	34,42
P_5	14	96	14,58

Un autre phénomène relatif à la ponte est la production d'œufs sans coquille. Au cours de notre expérience le phénomène a crû constamment, toutes choses égales d'ailleurs et les poules ayant à leur disposition des débris de coquilles, qu'elles avalent volontiers, dans tous les cas et surtout quand la ponte sans coquille faisait son apparition. Voici les nombres obtenus sur ce sujet.

GÉNÉRATIONS	ŒUFS SANS COQUILLES	NOMBRE TOTAL DES ŒUFS	POURCENTAGE
P_0	0	194	0
P_1	2	297	0,67
P_2	0	551	0
P_3	3	435	0,68
P_4	9	122	7,37
P_5	18	96	18,75

J'ai construit deux courbes de la façon suivante : les temps sont portés en abscisses à raison de 25 m/m pour la durée d'une génération, et les pourcentages en ordonnées à raison de 3 m/m pour 1 %. On voit d'après les courbes que, pour ces phénomènes comme pour beaucoup d'autres, la première génération soumise

(1) G.-H. PARKER — Double Hens' Eggs (*American Naturalist*, Vol. XL, n° 469 ; janvier 1906).

au régime carné accuse une vive réaction qui ne se poursuit pas tout de suite et reprend seulement son cours à la 3e génération. L'émission exagérée des œufs à deux jaunes et des œufs sans coquille traduit, de son côté, la précipitation de la ponte, la moindre durée des réserves albuminoïdes et la moindre mise en charge dans l'ovaire dont j'ai montré l'existence au chapitre précédent.

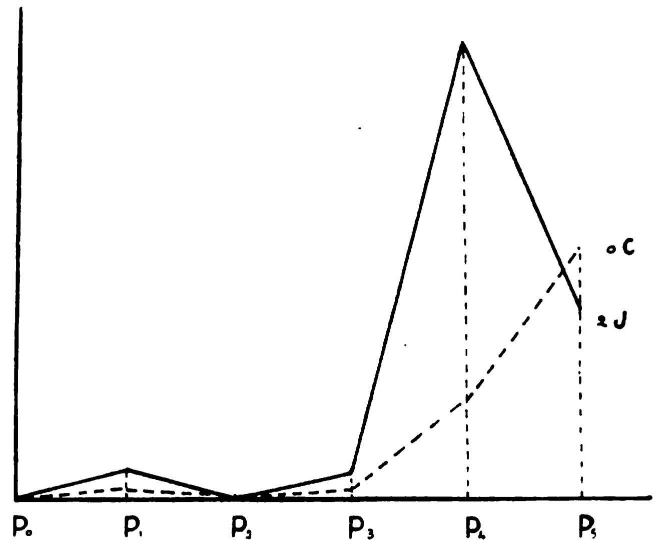


FIG. 32. Variation dans le nombre des œufs à 2 jaunes (——) et des œufs sans coquille (- - - - -) produits aux générations successives.

Dans les exploitations d'aviculture ou dans les fermes, il arrive parfois que des poules se mettent à manger leurs œufs ou ceux des autres et causent ainsi des dégâts considérables. J'ai assisté au développement progressif de cet instinct, que l'on pourrait appeler germicide. Ni les poules granivores, ni les carnivores de première génération ne l'ont jamais montré, il est donc né sans qu'aucune hérédité antérieure puisse être mise en cause.

A la seconde génération, la poule VII_2 commence par casser les œufs de sa compagne VIII_2 et pas d'abord les siens propres ou du moins pas immédiatement et seulement si on les laisse à

sa disposition plusieurs heures. Elle attaque au contraire tout de suite ceux de l'autre poule et dès le début de la ponte (février-mars) ; même elle ne tarde pas à montrer plus d'impatience et à piquer à coup de bec le cloaque de sa compagne, dès que celle-ci se baisse pour pondre ; elle la poursuit de ses coups et détermine à la longue au cloaque de VIII_2 une inflammation qui se propage, arrête la ponte dès le mois de mai, par rétention des œufs et cause la mort, en septembre, d'une tumeur de l'oviducte que révèle l'autopsie.

Entre temps, la poule VII_2 se prit à manger ses propres œufs. Puis les deux poules II_2 et IV_2, placées dans l'enclos voisin et séparées des précédentes par un grillage, influencées par le fâcheux exemple qu'elles recevaient, se mirent aussi vers le 15 mai au saccage des œufs, bien qu'elles n'y eussent aucunement touché jusque là. Aussitôt qu'un œuf était pondu, le coq encourageait les deux poules par ses appels et les invitait à un petit repas de famille.

Afin d'éviter ces ravages qui devenaient inquiétants pour la suite de l'expérience, on prenait soin, connaissant approximativement les heures de ponte de chaque poule, de les enfermer à l'avance et une à une dans un petit réduit obscur où elles ne touchaient plus aux œufs pondus.

Aux deux générations suivantes, la troisième et la quatrième, on continua cette pratique d'isolement toujours indispensable ; car si l'on arrivait quelque peu en retard, ou si la poule devançait l'heure prévue pour sa ponte, on trouvait invariablement l'œuf mangé. La dernière poule, I_5, nous montra l'instinct à un degré plus impérieux encore puisqu'elle se mit à manger ses propres œufs seule et dans l'obscurité. Il fallut alors non seulement l'isoler dans le réduit obscur, mais encore la museler, ce à quoi on parvint avec un petit bout de tuyau à gaz en caoutchouc, dans lequel on introduisait le bec de la poule et qu'on laissait débordant le bout de celui-ci.

La ponte des poules n'est pas un phénomène qui se déroule d'une façon uniforme depuis son début jusqu'à sa terminaison.

Tantôt, comme cela est bien connu, il s'accélère et tantôt il se ralentit pour s'arrêter et reprendre. Désirant avoir une mesure de ces variations, j'ai essayé d'évaluer ce qu'on pourrait appeler la ***vitesse de la ponte.***

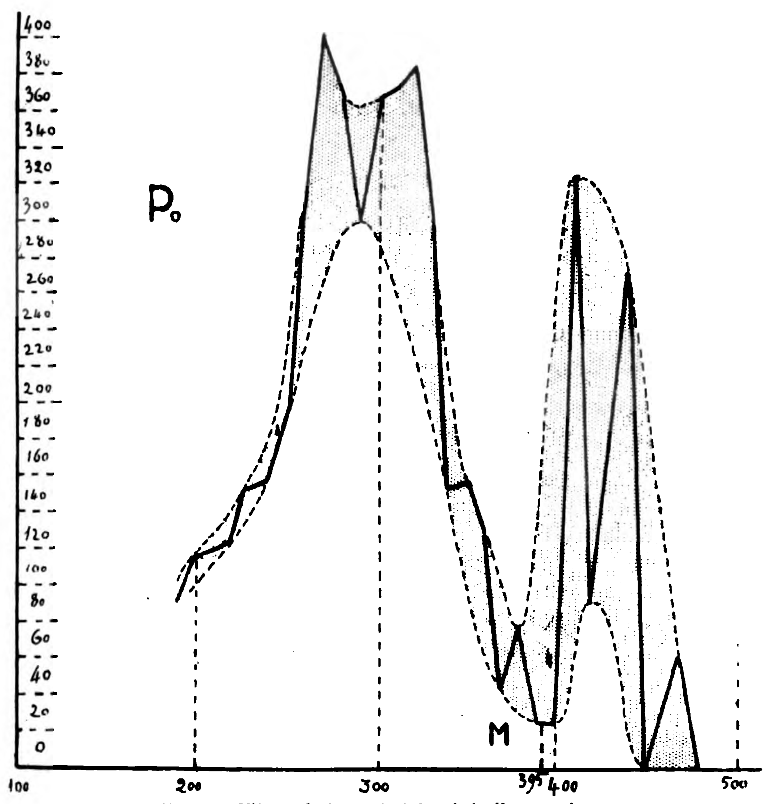


Fig. 33. Vitesse de la ponte à la génération granivore.

La ponte étant mesurée par le poids des œufs, la vitesse de la ponte est le poids d'œufs produit dans l'unité de temps. J'ai pris pour unité de temps dix jours. Autrement dit, j'ai divisé le temps total de ponte en tranches de dix jours et j'ai calculé le poids d'œufs produits dans chaque dizaine. Cela était facile, puisque j'avais les poids de tous les œufs avec leurs dates. Lorsqu'il y avait plusieurs poules de la même catégorie, je divi-

sais le poids total de leurs œufs en 10 jours par le nombre de poules, ce qui donnait un résultat moyen.

Avec ces nombres, j'ai construit les courbes ci-jointes. Les

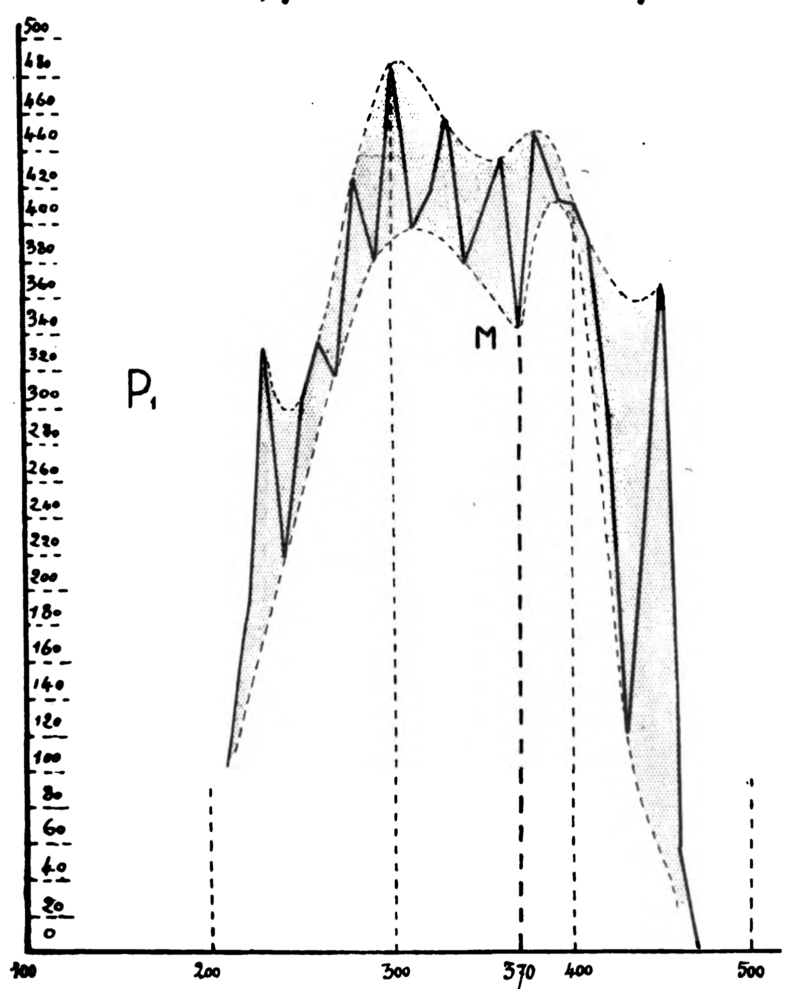


Fig. 34. Vitesse de la ponte à la première génération carnivore.

abscisses représentent le temps à raison de 5 $^m/_m$ pour 10 jours et les ordonnées les poids d'œufs produits en 10 jours à raison de 5 $^m/_m$ pour 10 grammes d'œufs. Les courbes ainsi obtenues ont toutes subi la même réduction photographique.

Le tracé originel en traits pleins montre des oscillations de détail et des oscillations d'ensemble ; pour conserver celles-ci

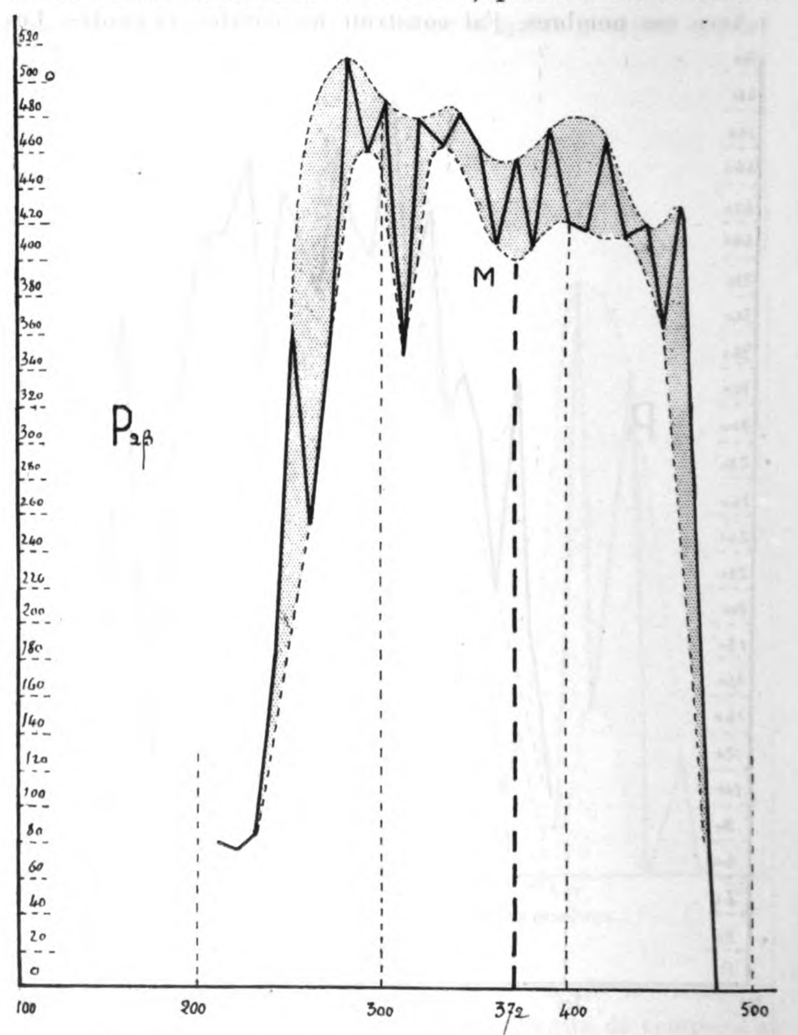


FIG. 35. Vitesse de la ponte à la seconde génération carnivore (série β).

seulement, j'ai opéré comme en plusieurs autres circonstances, joignant les maxima entre eux et les minima entre eux par des lignes en traits interrompus, qui limitent une surface couverte d'une demi-teinte.

Les divers graphiques présentent, dans leur allure générale, une remarquable uniformité. Ils sont tous à deux sommets sépa-

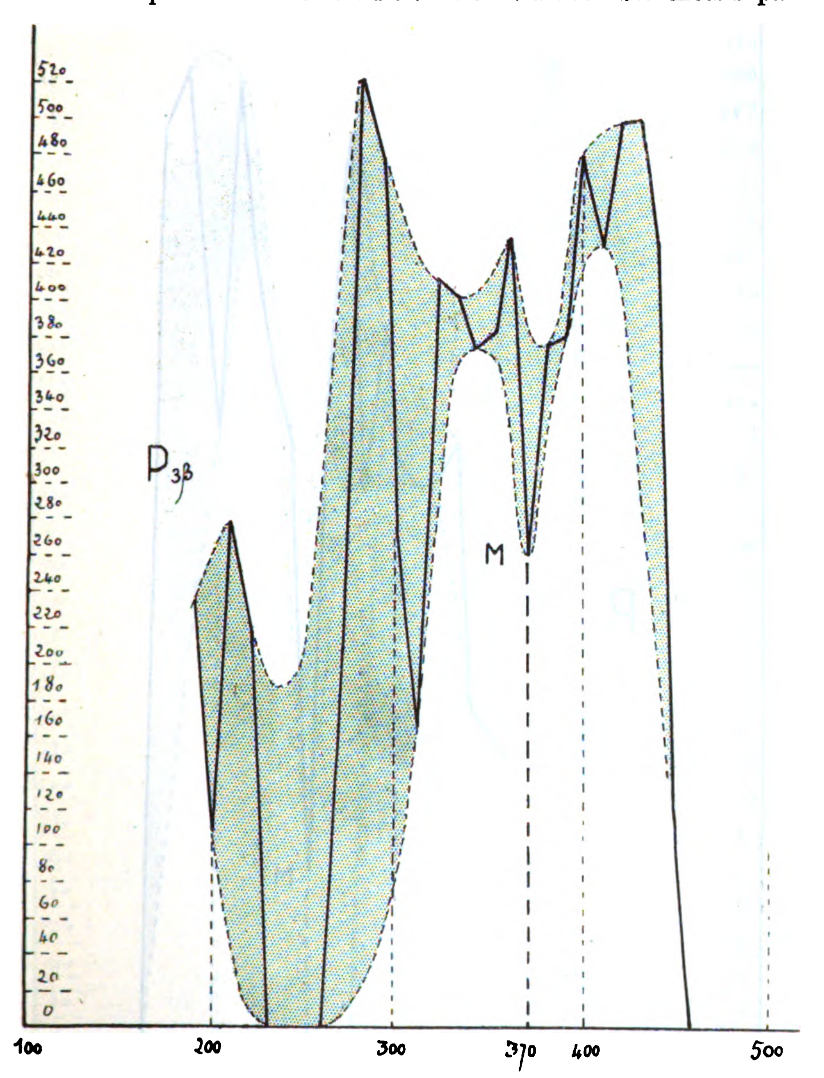


FIG. 36. Vitesse de la ponte à la troisième génération carnivore (série β).

rés l'un de l'autre par un minimum, partout marqué M. Le minimum en question correspond au temps de l'incubation pour les poules qui couvent et se retrouve aussi, au moins comme

baisse de ponte, chez les poules qui ne couvent pas. C'est donc

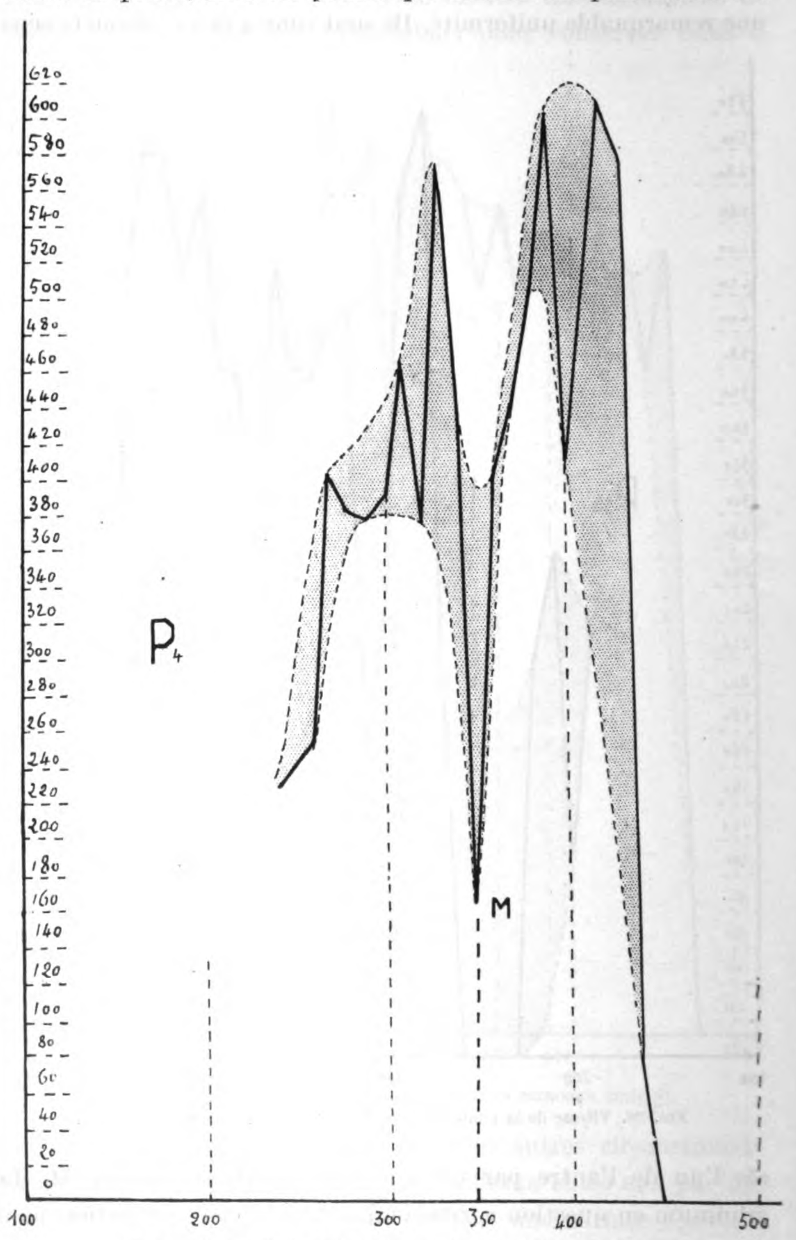


FIG. 37. Vitesse de la ponte à la quatrième génération carnivore.

un point qui fixe un relai fort important dans la vie des femelles.

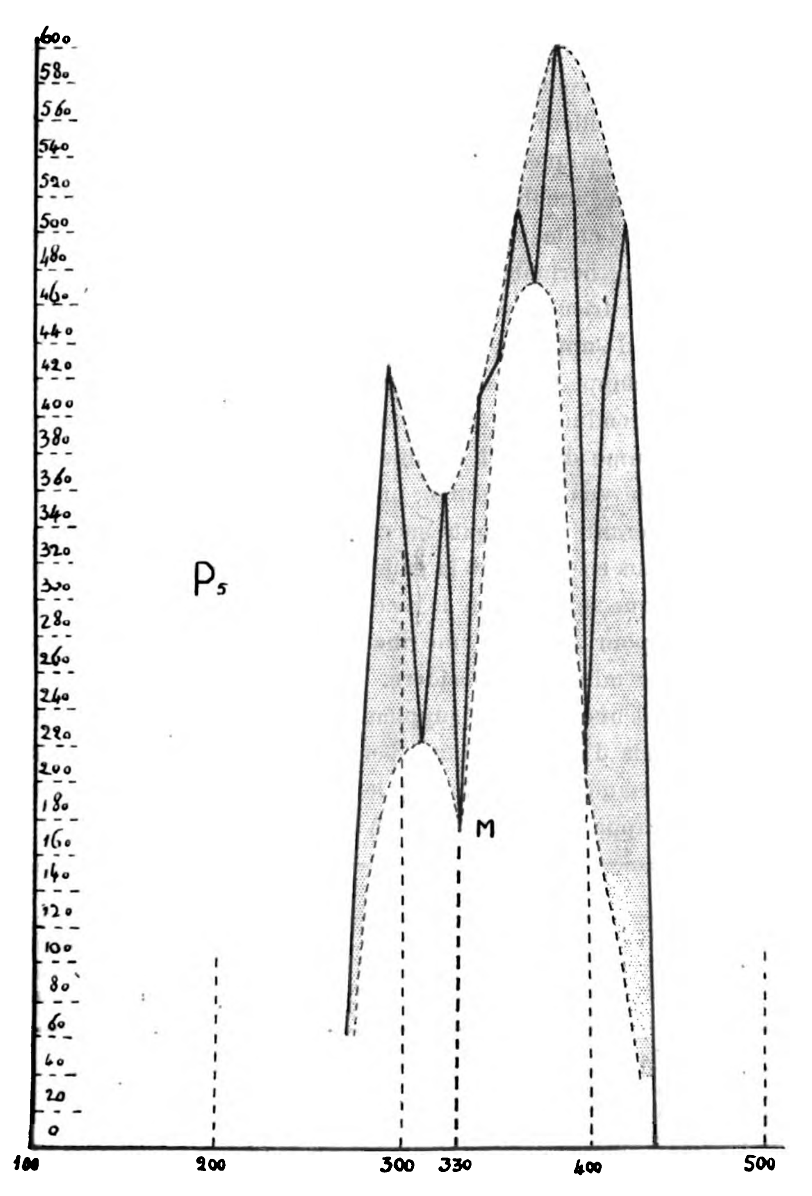


FIG. 38. Vitesse de la ponte à la cinquième génération carnivore.

Chez les oiseaux sauvages, le temps de l'incubation marque ordinairement la fin de la ponte. Dans des années exceptionnelles, au moins dans nos pays, certains oiseaux font une seconde ponte et une seconde couvée. C'est cette disposition exceptionnelle qui a été développée par la domestication, avec le moindre exercice et la meilleure alimentation qu'elle comporte. La ponte des poules domestiques est, en effet, composée de deux pontes séparées par une incubation, ou tout au moins par une baisse qui la rappelle et la seconde, d'abord rare, a été développée jusqu'à devenir normale.

Il est fort curieux de constater, en accord tout à fait avec cette évolution supposée, que notre surnutrition expérimentale a encore développé la seconde ponte plus qu'elle ne l'était déjà et l'a même rendue, à la 5e génération, plus importante que la première, comme durée et comme poids.

Au point de vue de la durée, on peut se rendre compte, rien qu'en considérant les croquis successifs, que le minimum M se déplace de plus en plus vers la gauche, aussi bien sur les courbes de la race β que sur celles de la race α, mises à part et cependant reproduites pour montrer une incubation de plus en concordance avec le minimum considéré.

Si l'on veut une précision supplémentaire, il faut noter exactement les poids d'œufs produits pendant les deux périodes en question à chaque génération et le tableau suivant donne ces ndications rapportées en tout cas à une poule.

Générations	SÉRIE α			SÉRIE β		
	Poids de la 1re ponte	Poids de la 2e ponte	Rapport de la 2e ponte au poids total	Poids de la 1re ponte	Poids de la 2e ponte	Rapport de la 2e ponte au poids total
P_0	6 k. 122	0 k. 488	0,073	2 k. 728	1 k. 326	0,327
P_1	6 848	3 347	0,328	5 510	1 644	0,229
P_2	6 649	3 598	0,351	6 181	4 090	0,398
P_3	5 204	3 911	0,482	4 759	3 288	0,408
P_4	»	»	»	4 249	4 183	0,496
P_5	»	»	»	1 823	4 378	0,717

La dernière colonne de chaque série nous apprend avec évidence que, dans tous les cas, l'importance relative de la seconde

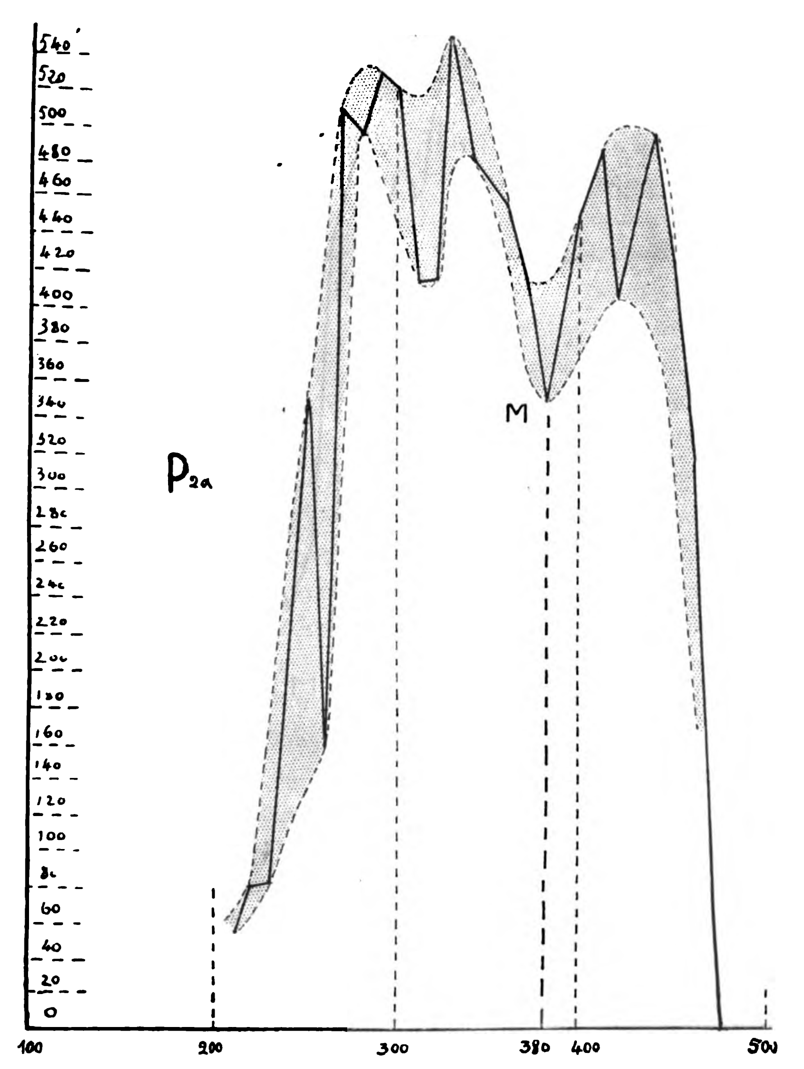


FIG. 39. Vitesse de la ponte à la seconde génération carnivore (série α).

ponte, c'est-à-dire son rapport au poids total des œufs, croît constamment. Il semble cependant, sur les dix résultats signalés, qu'une exception se montre dans la génération P_1 (série β) où

le rapport en question est de 0,229 seulement, indiquant un recul sur le précédent, 0,327, au lieu d'une avance.

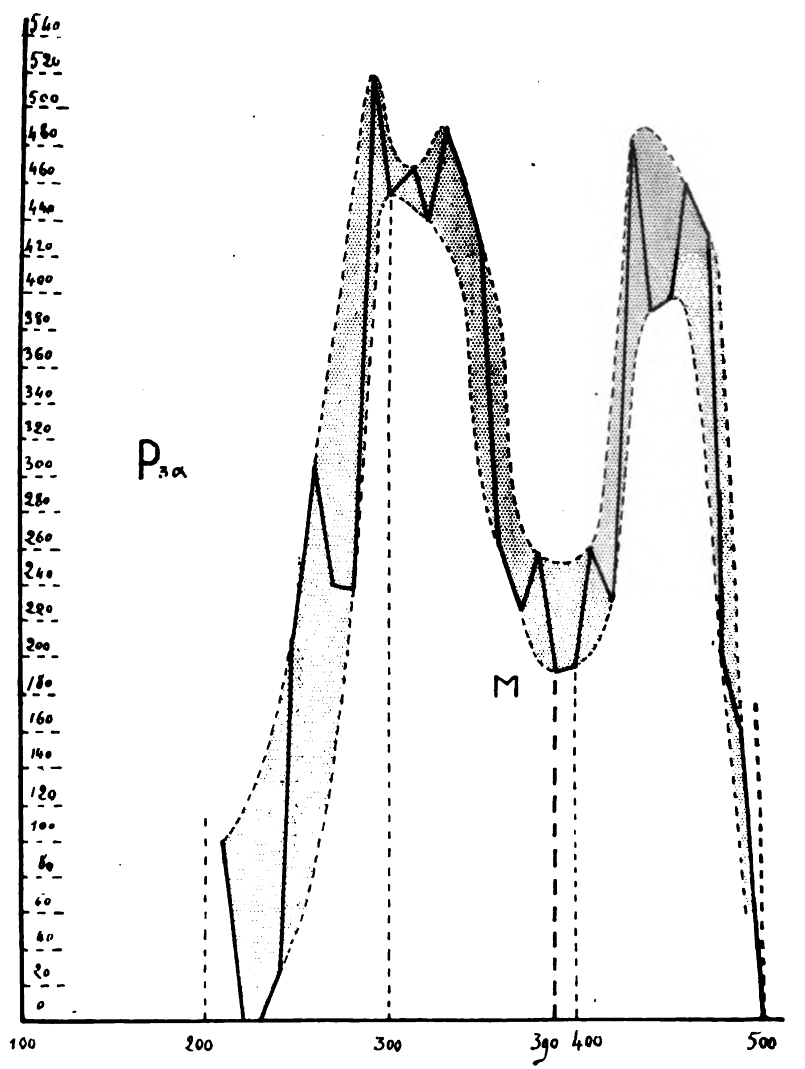


FIG. 40. Vitesse de la ponte à la troisième génération carnivore (série α).

L'examen de cette apparente exception nous révèle un fait nouveau de quelque intérêt. Les deux poules granivores mises en expérience à l'origine, différentes par leurs caractères exté-

rieurs, comme nous l'avons dit, différaient aussi pour la ponte. La race α (issue de Houdan) bonne pondeuse et mauvaise couveuse a normalement une seconde ponte très faible et une première très forte. La première s'accroît à peine par le nouveau régime, comme si l'élevage antérieur, sélection ou nourriture, avait déjà *saturé* la race à ce point de vue. C'est la seconde ponte seule qui tout de suite se met à croître beaucoup.

La race β, au contraire, restée assez plastique comme son évolution l'a prouvé, pouvait supporter un accroissement de sa première ponte. C'est d'abord ce qui s'est produit, la seconde ponte croissant peu ; d'où la faiblesse signalée du rapport 0,229. Puis, la première ponte ayant atteint à peu près le maximum qu'elle pouvait, la deuxième s'est mise à croître régulièrement jusqu'à la fin.

Le phénomène de la *mue* chez les poules, bien connu des éleveurs, a subi une évolution assez remarquable dans notre expérience. Cet état, consécutif à l'arrêt de la ponte, consiste, comme on le sait, en une perte de plumes avec amaigrissement suivie d'une restauration du plumage et d'un engraissement. Comparativement aux femelles, les mâles éprouvent à un faible degré la mue qui se limite chez eux à la perte des plumes de la queue, sans grande baisse de poids.

J'avais remarqué dans les premières générations étudiées un accroissement notable de cette réaction organique chez les femelles ; mais dans les dernières générations je ne voyais plus rien d'aussi marqué. Pour ne pas se borner à une impression qui peut tromper d'une année à l'autre, il faut trouver une quantité mesurable qui traduise l'événement. La baisse de poids pendant la mue offre une semblable mesure, restant comparable à elle-même à chaque génération.

Le tableau suivant est composé avec les nombres relevés sur mes cahiers de pesées, en prenant les moyennes pour les poules de chaque génération. Les deux séries α et β sont séparées comme à l'ordinaire pour être suivies à part.

Générations	SÉRIE α		SÉRIE β	
	PERTE A LA MUE	RAPPORT AU POIDS TOTAL DES FEMELLES	PERTE A LA MUE	RAPPORT AU POIDS TOTAL DES FEMELLES
P_0	159 gr.	11,74	224 gr.	11,68
P_1	389 gr.	20,39	228 gr.	11,64
P_2	439 gr.	22,02	295 gr.	15,48
P_3	424 gr.	22,02	431 gr.	19,21
P_4	»	»	471 gr.	18,54
P_5	»	»	140 gr.	4,16

Dans l'une et dans l'autre série on voit une croissance qui s'arrête, pour être même suivie d'une régression si le phénomène dure assez longtemps (série β).

Si l'on considère en particulier la série β, plus complète, pour la comparer à l'évolution du foie et du rein (1) on constate que les deux catégories varient ensemble, avec un maximum à la 3e génération carnivore suivi d'une baisse qui s'accélère.

La mue étant en relation indéniable avec la résorption des œufs non pondus, ce rapport est du plus haut intérêt et, sans qu'il soit possible de préciser davantage pour le moment, on y saisit un nouveau moyen d'aborder les phénomènes phagocytaires de grande extension, qui graduellement nous conduisent jusqu'aux renouvellements organiques par métamorphoses, sur lesquels les études histologiques semblent avoir dit leur dernier mot, provisoirement au moins.

(1) Voir p. 187.

CHAPITRE VIII

FÉCONDITÉ ET SEXUALITÉ

SOMMAIRE. — Existence et vitalité des spermatozoïdes. — Insuccès croissants des incubations dans les générations successives. — L'intoxication passe du *soma* au *germen*. — Accroissement progressif des morts précoces. — Leur fréquence exagérée chez les mâles. — Naissances masculines excessives. — Réduction de la combativité chez les mâles. — Polyandrie résultant du régime alimentaire. — Dimorphisme sexuel organique. — Sa mesure et sa décroissance.

Le nombre des œufs produits n'est aucunement une mesure de la fécondité d'une race ; c'est la possibilité du développement qui importe. Aussi pour intéressante que soit la question de la ponte elle l'est moins, au point de vue biologique, que celle du résultat des incubations.

Un premier sujet à mettre tout de suite hors de conteste, c'est la fécondation des femelles par les mâles. Jusqu'à la fin de l'expérience, les mâles ont fourni des coïts fréquents et l'état de leurs testicules et de leur sperme, riche en spermatozoïdes vivants, ne laisse aucun doute que la fécondation, c'est-à-dire la fusion des germes, n'ait été opérée en tous cas.

Les échecs croissants dans les développements essayés demandent une autre explication qui réside certainement dans l'intoxication prolongée, laquelle passe sans aucun doute du *soma* au *germen*, par simple osmose de produits solubles et sans qu'il y ait à chercher la moindre interprétation mystérieuse.

Exposons d'abord les faits. Lorsque j'ai publié mes premiers résultats sur ce sujet (1) j'ai présenté un résumé global ; il est plus intéressant de distinguer entre les deux races de poules observées puisqu'aussi bien les phénomènes, quoique semblables, offrent une différence dans leur rapidité.

Les données sont rassemblées dans le tableau suivant. Toutes les incubations dont il y est fait mention ont été effectuées à l'aide d'une poule couveuse, tantôt l'une de celles qui suivaient

(1) *C. R. Ac. Sc.*, décembre 1908

le régime expérimental et qui manifestait l'instinct d'incubation, plus souvent une poule quelconque achetée à cet effet et qu'on mettait au régime carné, pour lui permettre de conduire à la nourriture les jeunes dès qu'ils seraient éclos

La race II_0, II_1, aussi désignée comme série α s'est éteinte très brusquement. J'ai déjà fait remarquer (1) l'insuffisance dans l'excrétion des produits azotés solubles qui frappe cette race dès la seconde génération carnivore et s'accroît à la troisième, indiquant une insuffisance rénale et faisant préjuger d'une plus forte intoxication par le régime.

GÉNÉRATION à éclore	DATES du début de l'Incubation	SÉRIE β					SÉRIE α				
		NOMBRE des œufs	Développ. Nul	Développ. commencé	Éclosions	Pourcentages	NOMBRE des œufs	Développ. Nul	Dével. commencé	Éclosions	Pourcentages
P_2	21 juin 1901	6	3	»	3	»	6	0	0	6	100
P_3	2 juin 1902.	6	0	0	6	100	6	1	0	5	83,4
P_4	4 mai 1903	8	5	3	0 (2)		6	5	1	0 (2)	
	23 —	7	4	0	3		6	6	0	0	
	2 juin	6	4	0	2		6	5	0	1	
	17 —	6	5	0	1		6	6	1	0	
	1er juillet	6	5	1	0	18,2	10	10	0	0	0,03
		33	23	4	6		34	31	2	1	
P_5	13 mai 1904	13	8	1	4						
	7 juin	7	4	0	3						
	24 —	6	5	0	1						
	12 juillet	9	6	3	0						
	2 août	8	6	2	0	18,6					
		43	29	6	8						
P_6	22 mars 1905	11	7	1	3						
	24 avril	11	8	3	0						
	16 mai	8	6	2	0						
	3 juin	7	4	2	1						
	27 —	10	7	3	0						
	25 juillet	12	12	0	0						
	15 août	4	4	0	0	6,35					
		63	48	11	4						

(1) Voir p. 178

(2) Abandonnés par la poule.

La race III_0, III_1 (série β) mieux pourvue du côté excréteur, poursuit aussi plus loin sa descendance. La proportion des œufs qui se développent, pour 100 œufs mis en incubation, décroît néanmoins de la façon suivante :

100	18,2	18,6	6,35

La régularité du phénomène semble subir une atteinte entre la 3e et la 4e génération. Mais il faut observer que la première incubation réalisée pour obtenir P_4 a subi un accident unique dans l'expérience. La poule couveuse a quitté les œufs pour ne plus les reprendre. Dans ces conditions, on peut et on doit apporter une rectification. Les trois développements commencés, appartenant à la première incubation de l'année, auraient certainement, vu les résultats des incubations suivantes de la même génération et de la même série, été conduits à terme sans l'accident précité. Si l'on compte à cette génération trois éclosions de plus, le pourcentage correspondant devient 27,2 et la série régressive se change en la suivante :

100	27,2	18,6	6,35

Il est tout à fait important de remarquer que, *dans une même année*, la proportion des succès au nombre total des œufs va en faiblissant de semaine en semaine jusqu'à devenir tout à fait nulle quoi qu'on fasse. Or, à mesure que s'avance sa vie, l'organisme de la femelle pondeuse est davantage intoxiqué ; les œufs qu'il produit le sont aussi et sont de moins en moins susceptibles de suivre une évolution régulière.

PHISALIX (1) de son côté a obtenu des résultats qui lui ont paru concorder avec les miens. Les œufs du Crapaud et de la Vipère, aussi bien que ceux des Abeilles, contiennent les mêmes substances toxiques que le venin lui-même. D'autre part CHARRIN et GLEY (2) avaient antérieurement établi l'hérédité des intoxications morbides. Mes recherches ne laissent pas de doute sur le fait que les intoxications d'origine alimentaire ne puissent

(1) *C. R. Ac. Sc.*, décembre 1903 et juin 1905.
(2) *C. R. Ac. Sc.*, 1895. — *Archives de Physiologie* 1893-1894.

aussi entraver l'évolution des œufs et, par suite, passer dans la substance de ceux-ci.

HOLMGRÉN (1) dans son expérience sur des pigeons nourris pendant plusieurs années à la viande avait relevé une observation susceptible d'être interprétée de la même manière ; au reste, il n'en avait tiré aucun parti. Ses pigeons pondirent, couvèrent, mais les petits ne sortirent pas des œufs au bout de 21 jours.

GÉNÉRATIONS	Nombre d'Eclosions	Nombre d'Adultes	Pourcentage des Adultes	Date des morts précoces	Sexe des Morts
P_2	9	6	66,6	3e jour. 142e — 147e —	mâle. mâle. mâle.
P_3	11	5	45,4	Eclosion. Eclosion. Eclosion. 70e jour. 115e — 122e —	inconnu. inconnu. inconnu (2). mâle. femelle. mâle.
P_4	6	2	33,3	13e jour. 149e — 270e — 345e —	mâle mâle mâle. mâle.
P_5	8	2	25	Eclosion. Eclosion. Eclosion. 2e jour. 138e — 157e —	femelle (3). mâle. mâle. mâle. mâle. mâle.
P_6	4	0	0	Eclosion. Eclosion. Eclosion. 17e jour.	mâle. mâle. mâle. mâle.
TOTAUX.	38	15	»	»	23

(1) F. HOLMGRÉN. — Om Köttätande dufvor (*Aftryck ur Upsala Lakäre-förenings Förhandlingar*, Upsala, 1872).

(2) Ces 3 poulets sont morts accidentellement d'hémorrhagie causée par l'ouverture de la coquille destinée à faciliter leur éclosion, ouverture qui fut prématurée.

(3) Cette femelle est morte accidentellement écrasée par la poule couveuse.

Non seulement dans notre expérience prolongée les œufs se développent de moins en moins, mais en outre les poulets éclos ont moins de vitalité. Le nombre des animaux qui n'atteignent pas l'état adulte va en croissant et la date des morts prématurées est de plus en plus précoce.

Le tableau précédent montre la progression du phénomène. De ce tableau résulte que non seulement le nombre des éclosions va en diminuant mais encore, sur les éclosions réalisées, le nombre d'adultes décroît constamment suivant la série.

66,6 45,4 33,3 25 0

On a reconnu le sexe de 20 individus sur les 23 qui sont morts prématurément. Sur ces 20 cas, 18 *sont des mâles et deux seulement des femelles.* Encore, sur les deux femelles, une de celles-ci est morte à l'éclosion d'un accident, écrasée par la poule couveuse. Conservons néanmoins ce rapport de $\frac{2}{18}$ ou $\frac{1}{9}$ pour nous tenir plutôt au-dessous qu'au-dessus de la vérité. Le rapport en question exprime qu'il meurt prématurément 9 mâles pour une seule femelle.

Si les morts prématurées étaient uniquement dues au hasard la mort de deux coqs seulement devrait survenir contre celle d'une femelle ; car de mes 38 animaux éclos j'ai connu au total le sexe de 35, sur lesquels 24 étaient mâles et 11 femelles.

Donc, l'ensemble des conditions qui règlent la sexualité mâle comporte une majoration au moins du quadruple sur les déterminations moyennes de mort prématurée. Chez nos oiseaux carnivores, les mâles sont quatre fois plus fragiles que les femelles. Et, comme en ce cas fragilité ou moindre résistance veut dire intoxication plus grande, les mâles sont des êtres plus intoxiqués que les femelles. C'est d'ailleurs une notion qui tend à se répandre et que nos expériences ont mise en lumière

Il est au surplus important de noter que si l'intoxication rend les mâles plus fragiles elle détermine en même temps leur production car, à mesure que l'expérience marche, les nais-

sances de mâles augmentent manifestement. Cela ressort du tableau suivant.

GÉNÉRATIONS	ÉCLOSIONS	MALES	FEMELLES	INCONNUS
P_2	9	5	4	0
P_3	11	4	4	3
P_4	6	5	1	0
P_5	8	6	2	0
P_6	4	4	0	0

Nous n'avons pas l'intention de traiter en entier le gros problème de la détermination du sexe que nous rencontrons sur notre chemin, ni de rapporter tout ce qui a été écrit à ce sujet. Les derniers expérimentateurs, E. Yung, Kellog et Bell, étudiant l'action de la quantité d'aliments, Maupas, celle de la température, R. Hertwig, l'effet de la faible ou de la forte maturation des œufs, ont certainement entamé la question, mais il reste à faire de nombreux travaux avant qu'elle soit entièrement résolue. Je me permets d'y apporter une suggestion directement retirée de l'expérience et relative à l'action des toxines, poisons, substances solubles diverses, qu'il est relativement facile d'expérimenter et dont l'étude déblaiera le sujet et rendra la solution plus prochaine.

En méditant en effet sur les données que j'apporte, on arrive à se demander si l'intoxication ne joue pas un très grand rôle dans ces phénomènes et si, par exemple, chez les animaux fixés et parasites, la surnutrition, la faible dépense et l'intoxication résultante des adultes et des germes ne sont pas parmi les raisons qui déterminent la pluralité des mâles et l'arrêt ordinaire de leur développement, leur pygméisme. Ces êtres présentent, avec la *polyandrie,* un renversement du dimorphisme sexuel normal, c'est-à-dire le plus fréquent. Leur cas dépasse l'*hermaphroditisme,* de l'autre côté duquel on trouverait successivement la *monogamie,* avec égalité numérique des mâles et des femelles et dimorphisme réduit, puis la *polygamie,* avec pluralité des femelles et dimorphisme sexuel inverse du premier.

Or, normalement, les Gallinacés pratiquent la polygamie et sont doués du dimorphisme sexuel correspondant, qui consiste en la supériorité de force musculaire et de taille chez le mâle, en un plumage plus abondant et plus éclatant, une crête plus développée, la possession d'un ergot, etc. Il existe en outre une différence très considérable dans le rapport des organes internes au poids total chez les mâles et chez les femelles, établissant un dimorphisme sexuel organique ; nous traiterons un peu plus loin de ce sujet particulier.

Je ne sais si, dans la nature, les mâles gallinacés naissent moins nombreux que les femelles, mais je le crois volontiers, en tous cas leur nombre est rapidement réduit par les luttes sexuelles. La combativité des mâles est en effet l'un des instincts essentiels des animaux à dimorphisme sexuel polygame et, au moins au premier examen, cet instinct paraît vif surtout chez les végétariens : granivores, herbivores, frugivores. Les carnivores semblent combattre plutôt pour une place ou pour une proie que pour une femelle. Rien n'est paisible comme une assemblée de chiens à la porte d'une chienne en chaleur.

Le premier pas dans la marche de la polygamie à la polyandrie serait donc la réduction de la combativité chez les mâles. Si notre idée est exacte, le régime seul, c'est-à-dire une action du monde ambiant et l'état physique qu'elle détermine doivent y conduire l'animal, malgré la réduction dans le nombre des femelles qui devrait rendre la concurrence plus âpre, si celle-ci était vraiment un facteur initial et non un résultat, si elle était une *cause* de sélection et non un *effet* d'évolution antérieurement et autrement déterminé.

Or, dans mon expérience, j'ai précisément assisté à une incroyable réduction de la combativité chez les mâles.

Au début, les deux mâles mis en expérience avaient l'instinct en question aussi développé que leurs congénères. Je m'en suis assuré par l'expérience suivante faite le 11 avril 1901.

I. Le coq carnivore (I_1) est mis dans la cage où le granivore (I_2) se trouve avec ses poules. Ce dernier saute instantanément

sur l'intrus et lui arrache une poignée de plumes. Le carnivore se laisse battre, on les sépare.

II. L'événement avait été si prompt qu'il ne fallait pas trop rapidement conclure à la lâcheté carnivore. On remit le coq carnivore dans la cage du granivore, après avoir, au préalable, lié les pattes de celui-ci. Le carnivore montra l'instinct de provocation en se dirigeant vers l'auge aux grains et en invitant les femelles à manger ; c'est le prélude de la lutte des mâles. Les poules, dont le repas était fini depuis longtemps et qui ne mangeaient plus, acceptent cependant par politesse et tous les trois mangent avidement. Le coq granivore ne pouvant bouger, on arrête l'épreuve.

III. On introduit le coq granivore dans la cage du carnivore, les deux animaux étant libres, expérience inverse de la première. Le carnivore ne saute pas immédiatement sur son antagoniste comme celui-ci l'avait fait en circonstance analogue. Le granivore avise un morceau de viande et invite les poules à manger ; celles-ci s'approchent. Mais, à cette provocation précise, le coq carnivore se décide à marcher au combat, saute du perchoir et bondit en face de son agresseur. Une lutte acharnée s'engage, on ne la laisse pas durer mais déjà les crêtes et les joues sont déchirées et le sang ruisselle. — Séparation des combattants, points de suture.

Le carnivore, quoiqu'un peu moins batailleur que l'autre, est donc encore capable de répondre à une provocation nettement exprimée et de soutenir un combat sans faiblir. On pourrait se contenter de dire que son empressement un peu moindre est une simple caractéristique personnelle, une variation individuelle et cette nomenclature, car ce n'est pas autre chose, éviterait de réfléchir à la causalité. Mais la suite de l'expérience montre bien que l'aliment est, pour ces phénomènes, un déterminisme causal et qu'il ne suffit pas, pour les interpréter, d'invoquer des *propriétés intrinsèques* ou des qualités de l'animal.

Les poulets de 2e et de 3e générations conservaient encore l'instinct batailleur et, dès la 3e semaine, ils commençaient à

s'entr'attaquer. Les combats étaient encore assez sérieux puisque l'un des coqs (V_2) reçut sur la tête de tels coups de bec qu'il eut les pattes postérieures complètement paralysées pendant 15 jours. Aucune expérience méthodique ne permit de dire si l'instinct, toujours manifeste, était ou non en décroissance.

A la 4e génération, sur six éclosions, il y eut cinq coqs et une poule. Un coq mourut très jeune et quatre mâles demeurèrent auprès de l'unique femelle jusqu'au mois de novembre. Ces animaux, âgés de 5 mois, vivaient en paix complète ; des coqs ordinaires se seraient depuis longtemps entre-tués. Un des coqs mourut, trois restèrent et, vers la fin de décembre, ils couraient après la poule, la saisissaient par la crête, prélude des approches sexuelles pour lesquelles ils n'étaient pas encore mûrs. Ils se livraient à ces jeux chacun à leur tour et sans aucun combat. L'époque du coït arrivée, ils se partagèrent la femelle unique, sans que l'excitation génitale augmentât leur combativité. En mars, un second coq fut supprimé. Les deux restant continuèrent à vivre en paix, jusqu'au moment où l'un d'eux prenant l'aspect maladif fut écarté de la reproduction en vue de meilleurs produits.

A la génération suivante, restaient en présence après les morts très précoces, 3 coqs et une poule. Ces quatre animaux n'étaient pas de la même couvée. La poule et les coqs II_5 et III_5 étaient nés le même jour (3 juin), IV_5 était né le 15 juillet. Tout d'abord II_5 et III_5 vécurent sans trouble avec la femelle jusqu'en octobre, bien que II_5 fût tout à fait faible, ce qui est une raison ordinaire pour être plus battu. On n'osait pas mettre avec eux le coq IV_5 beaucoup plus petit.

En août cependant, comme il prenait de la taille, on se risqua à l'introduire *dans la cage des autres*, qui le houspillèrent de concert avec la poule. La participation de celle-ci me fit croire qu'ils le battaient moins comme mâle que comme *étranger* venant prendre sa part des repas.

En octobre, je fis renouveler l'expérience, elle eut le même résultat. Alors je tentai de faire entrer les deux grands coqs et

la poule dans la cage du petit, *renversant les rapports de propriété*. Le petit coq IV_5 très craintif fuyait partout et se cachait ; mais les autres ne le poursuivaient pas. Ils s'habituèrent rapidement ensemble et firent un bon consortium polyandrique jusqu'à fin novembre où deux coqs furent sacrifiés pour maladie.

Le dimorphisme sexuel, atteint si fortement dans les instincts, ne paraissait pas l'être sensiblement dans les caractères sexuels secondaires : crête, ergots, plumage. Cependant la dernière poule I_8 prit dans le cours de son année de vie un ergot très accentué. Le fait n'est pas absolument rare chez de vieilles poules, mais en ce cas il s'agit d'une poule très jeune, dans sa première année.

Le dimorphisme sexuel organique, au contraire, a beaucoup varié. Afin d'évaluer par des nombres le dimorphisme pour un organe donné, je calcule d'abord le rapport du poids de cet organe à 100 grammes de poids actif chez les femelles et j'effectue la même opération chez les mâles, à chaque génération, en prenant la moyenne des femelles et la moyenne des mâles quand il y a plusieurs animaux du même sexe. Cela fait, je divise le nombre relatif à l'organe chez les femelles par le nombre relatif au même organe chez les mâles ; j'obtiens ainsi un nouveau rapport qui traduit le dimorphisme sexuel. Le rapport est supérieur à l'unité pour les organes qui sont plus importants chez les femelles, inférieur à l'unité pour les organes qui sont plus importants dans le sexe mâle.

D'une façon générale les organes se rangent de la façon suivante :

Organes supérieurs chez les femelles	*Organes supérieurs chez les mâles*
Intestin.	Cœur.
Gésier.	Poumon.
Cæcum.	Muscles.
Pancréas.	
Foie.	
Rate.	

Mais la valeur du rapport de dimorphisme sexuel organique subit des variations assez grandes suivant les générations. J'ai

fait les calculs en distinguant entre les deux séries α et β et voici les résultats obtenus.

RAPPORTS DE DIMORPHISME SEXUEL ORGANIQUE
(Série β)

GÉNÉRATIONS	P_0	P_1	P_2	P_3	P_4	P_5
Intestin	1, 14	1, 40	1, 35	1, 26	1, 44	1, 52
Gésier	1, 12	2, 74	1, 65	1, 05	1, 56	1, 01
Cæcum	1, 05	1, 46	1, 61	1, 09	1, 53	1, 30
Pancréas	0, 95	2, 45	1, 43	0, 91	1, 15	1, 53
Foie	1, 40	1, 60	1, 25	1, 14	1, 31	1, 42
Rein	0, 80	1, 59	1, 90	1, 13	1, 53	1, 30
Rate	0, 80	1, 33	1, 27	1, 41	1, 26	1, 60
Cœur	0, 60	1, 01	0, 92	0, 88	0, 93	0, 87
Poumon	0, 79	0, 98	0, 76	0, 96	0, 66	0, 63

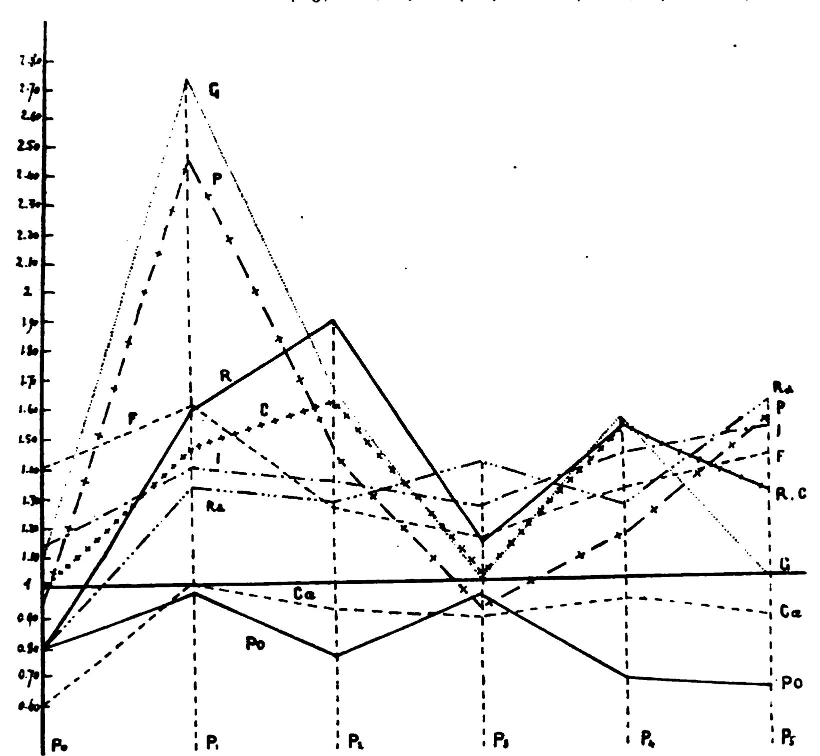


FIG. 41. Courbes de la variation du dimorphisme sexuel organique aux diverses générations (série β)

Ra, rate ; *P*, pancréas; *I*, intestin ; *F*, foie ; *R*, rein; *C*, cæcum ; *G*, gésier ; *Ca*, cœur, *Po*, poumons.

Un second tableau groupe les mêmes données relatives à la série α, mais s'étend seulement sur quatre générations par suite de l'extinction plus précoce de la race.

RAPPORTS DE DIMORPHISME SEXUEL ORGANIQUE

(*Série* α)

GÉNÉRATIONS	P_0	P_1	P_2	P_3
Intestin	1, 76	1, 32	1, 64	1, 68
Gésier	1, 26	1, 45	1, 55	1, 86
Cæcum	1, 56	1, 79	1, 46	1, 58
Pancréas	1, 35	1, 91	1, 18	0, 91
Foie	2, 12	1, 80	1, 71	0, 86
Rein	1, 33	2, 01	2, 25	0, 80
Rate	0, 90	1, 08	1, 41	2
Cœur	0, 82	1, 01	0, 79	0, 73
Poumon	»	»	1, 02	0, 48

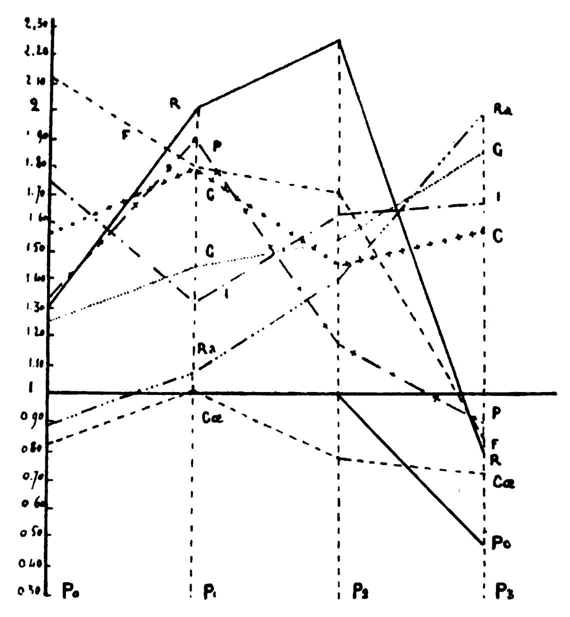


FIG. 42. Courbes de la variation du dimorphisme sexuel organique aux diverses générations (série α).

Mêmes lettres que fig. 41.

Avec ces nombres j'ai tracé deux séries de courbes en prenant pour abscisses les temps à raison de 25 $^{m}/_{m}$ pour la durée d'une

génération et pour ordonnées les valeurs du rapport de dimorphisme à raison de 1 m/m pour un changement de 0,01 dans la valeur du rapport. Aussi les valeurs 1,50 et 1,60 sont séparées par 10 m/m en hauteur ; 1,48 et 1,50, par 2 m/m, etc.

L'axe horizontal, tracé à la valeur du rapport égal à l'unité, représente un dimorphisme nul ; les organes comparés étant égaux puisque leur rapport est 1.

Les courbes, ayant subi la même réduction photographique, montrent de curieuses variations, différentes dans la race qui s'éteint vite et dans celle qui persiste davantage. Pour bien comprendre dans son détail la signification des deux courbes, il faudrait une étude particulière et approfondie de ce sujet spécial et sans doute mériterait-elle d'être faite. Nous allons pour le moment nous contenter de quelques indications générales.

Au début, la race α, meilleure pondeuse, a un dimorphisme sexuel organique plus accentué que la race β. Dans cette race α, le rein seul et le pancréas manifestent un accroissement du dimorphisme dès que le régime change ; mais l'accroissement ne persiste pas et est suivi d'une régression rapide qui amène, à la 3e génération, l'inversion du rapport, à laquelle arrive aussi un autre organe essentiel : le foie. Le dimorphisme de la rate augmente de plus en plus, ce qui est sans doute un symptôme d'intoxication chez les femelles, à foie et à rein insuffisants pour leur sexe.

Pour la race β, le changement de régime accroît brusquement le dimorphisme de tous les organes à supériorité femelle ; mais bientôt le dimorphisme baisse pour atteindre un fort minimum à la 3e génération, où toutes les courbes se resserrent autour de l'axe 1.

Dans l'évolution de nos animaux, là est le point critique que nous avons signalé partout. Une seule femelle laisse des descendants et le petit relèvement des dimorphismes à la génération P_4 est un *jeu de sélection*. Son effet, d'ailleurs, ne dure pas et dès la génération suivante toutes les courbes se réinclinent plus ou moins vers l'axe d'unité à dimorphisme nul.

Il est encore à observer que, dans cette race, la courbe qui figure le dimorphisme de la rate a des pointements inverses de ceux des autres organes, notamment de ceux des reins et du foie ; les courbes oscillent en sens contraire, montrant en quelque sorte la suppléance tentée par la rate pour réagir à l'intoxication quand le foie et le rein faiblissent chez les femelles ou l'engorgement qu'elle subit de ce chef.

Au résumé, la réduction du dimorphisme sexuel que faisait soupçonner la perte de l'instinct de combativité chez les mâles est une réalité profonde et organique et la réduction est consécutive à un changement de régime alimentaire.

CHAPITRE IX

VARIATIONS DU BEC ET DES ONGLES

Sommaire. — Adaptations du bec et des ongles chez les Rapaces. — Interprétations de ces phénomènes. — Accroissement des ongles et balafres que subissent les poules dans le coït. — Données sur l'accroissement manifeste du bec et des ongles. — Adaptations de non-granivores plutôt que de carnivores.

L'ensemble des recherches précédemment exposées permet de conclure que l'évolution d'un oiseau granivore en oiseau carnivore consiste surtout dans une adaptation digestive, hépatique et rénale.

Cependant ce ne sont pas les adaptations qui ont été remarquées de prime abord et l'on a vu plutôt le caractère distinctif des oiseaux carnivores dans la forme spéciale de leur bec recourbé, à mâchoire supérieure débordant de beaucoup l'inférieure et dans leurs ongles très développés, incurvés, tranchants, auxquels on applique le nom spécial de serres.

Ces dispositions anatomiques sont diversement comprises par les zoologistes. Pour les uns, bien que cette opinion perde chaque jour du terrain, le bec tranchant et les serres rapaces sont les caractères primordiaux et nécessaires, les propriétés d'avance dévolues aux oiseaux qui doivent se nourrir de chair, *afin qu'ils*

puissent saisir et retenir leurs proies aussi bien que les dépecer après capture.

Pour les autres, ces qualités de forme, étant *avantageuses* dans la capture et le dépeçage des proies, ont dû se développer et se fixer par la sélection, pour peu que certains individus aient bien voulu, par hasard, en montrer le début.

Pour d'autres enfin, l'usage de saisir et de déchirer une proie, réalisé d'abord péniblement avec un bec et des ongles quelconques, a peu à peu acéré les organes préhenseurs par le résultat seul des tractions et des compressions qu'ils supportaient — d'une façon que d'ailleurs il faudrait bien préciser un peu plus.

Je dois avouer que j'ai d'abord été victime de cette dernière manière de voir. Malgré qu'HOLMGRÉN eût déjà dit que, chez ses pigeons nourris plusieurs années à la viande, le bec se transformait par débordement de la mâchoire supérieure sur l'inférieure, je n'attendais rien de pareil. Car je donnais à mes poules des morceaux de viande tout coupés ; elles se contentaient de les déglutir sans les déchirer, et je ne voyais pas comment une semblable manière de faire pouvait modifier les ongles et le bec.

J'étais abusé par l'aphorisme « La fonction crée l'organe ». S'il est bien vrai que toujours c'est *une* fonction, ou une manière de se comporter, qui a fait un organe, ce n'est pas toujours *la* fonction qu'il exerce aujourd'hui sous nos yeux. Et, si l'on examine seulement un rapport *actuel* d'organe et de fonction, il se peut très bien que la forme de l'organe, antérieurement et pour d'autres raisons acquises, ait fait surgir la fonction d'aujourd'hui.

LUCRÈCE (1) déjà avait exprimé cette maxime d'anatomie comparée, DOHRN a tiré grand parti de la notion fort analogue des « changements de fonction » et nous allons en faire l'application au bec et aux serres des oiseaux de proie.

Mal engagé, comme je l'ai dit, par une fausse interprétation,

(1) *De Natura rerum*, IV, 832.

Nil ideo quoniam natum est incorpore, ut uti
Possemus ; sed, quod natum est, id procreat usum.



je n'ai pas dès le début recueilli autant de matériaux que je l'aurais pu. Ceux que je possède constituent cependant une série très démonstrative.

Je ne tardai pas à m'apercevoir, dès la seconde génération carnivore, que les ongles de mes animaux devenaient plus tranchants parce que, pendant les coïts, les poules avaient le dos déchiré par de longues et profondes balafres. Ces blessures devinrent si importantes qu'il fut impossible de laisser les femelles sans protection à la disposition des mâles. On fut obligé de leur placer sur le dos un tampon de coton bien assujetti par une large bande de toile, cousue autour du corps. Elles s'en accommodaient fort bien, ainsi que les coqs. Si même, chez les Rapaces, les femelles sont saisies de la même manière que chez les Gallinacés, les coïts, moins renouvelés et pendant moins longtemps que sur les poules domestiques, où ils durent 8 mois par an, n'offrent pas les mêmes inconvénients.

Cela me porta à examiner aussi les becs. D'une année à l'autre, je ne distinguais pas de changement appréciable. Mais le rapprochement des mesures scrupuleusement prises laisse voir une véritable transformation.

Le tableau suivant donne quelques mesures relatives à ces organes.

GÉNÉRATIONS		DÉBORDEMENT de la mâchoire supérieure à son extrémité	LONGUEUR DES ONGLES	
			Pouce	Doigt médian
Poule ordinaire..		2 m/m		
P_2	I_2	3 m/m 5	6 m/m (23)	12 m/m
	VI_2	3 m/m	11 m/m	15 m/m
P_3	I_3	»	8 m/m	21 m/m
P_4	I_4	4 m/m	13 m/m	21 m/m
	II_4	5 m/m	»	»
	VII_4	5 m/m	18 m/m	20 m/m
P_5	III_5	1 m/m	19 m/m	20 m/m

Examinons en premier lieu la question du bec. La façon progressive dont la mâchoire supérieure déborde l'inférieure est très bien suivie jusqu'à la dernière génération, à laquelle le phénomène paraît s'arrêter et même régresser. En vérité, il n'en est rien.

Disons d'abord que, par la cessation du régime granivore, le bec ne frappe plus à coups répétés le sol ou tout objet dur, pour y piquer les graines et qu'ainsi *il ne s'use plus* et s'allonge. Le bord chitineux s'agrandit, s'infléchit et commence à prendre l'aspect tranchant et recourbé que l'on observe sur les oiseaux de proie, chez lesquels justement rien dans ce qu'ils font n'arrête la croissance des bords cornés du bec. Que ce développement puisse *ensuite* être *utile* pour mieux saisir et déchirer la proie, c'est possible, en tous cas ce n'est pas sûr et de plus c'est sans conséquence, puisque c'est le dernier terme de l'évolution, déterminé par tout ce qui précède et ne déterminant plus rien à la suite. Ce n'est pas même au sens rigoureux du mot une *adaptation de carnivore*, c'est une adaptation de *non granivore* et on la trouve nettement chez les Perroquets, plutôt mangeurs de fruits ou de grosses graines qu'alors ils épluchent avec des précautions spéciales.

Le dernier animal, III_5, semble montrer un arrêt dans cette évolution. La vérité est que, chez lui, la mâchoire inférieure a également subi un accroissement marginal de son bord corné, accroissement qui par son extrémité antérieure la met moins en retrait sur la mâchoire supérieure. De plus *et surtout* elle est élargie par côté et, de ce fait, entre moins facilement et moins profondément sous la supérieure. Le résultat de l'accroissement latéral en question, serait, s'il continuait à durer, un élargissement subséquent de la mâchoire supérieure, dans sa partie osseuse. La mâchoire inférieure, en effet, élargie mais passant toujours dans la supérieure quoique moins bien, distend celle-ci par le seul jeu des muscles, pratique ce que les dentistes appellent un écartement. De telle sorte qu'on observerait en fin de compte non seulement l'aquilinité du bec, déjà manifeste

sur les dessins ci-joints (fig. 43), mais encore l'élargissement de celui-ci, ce qui est aussi un caractère des oiseaux de proie.

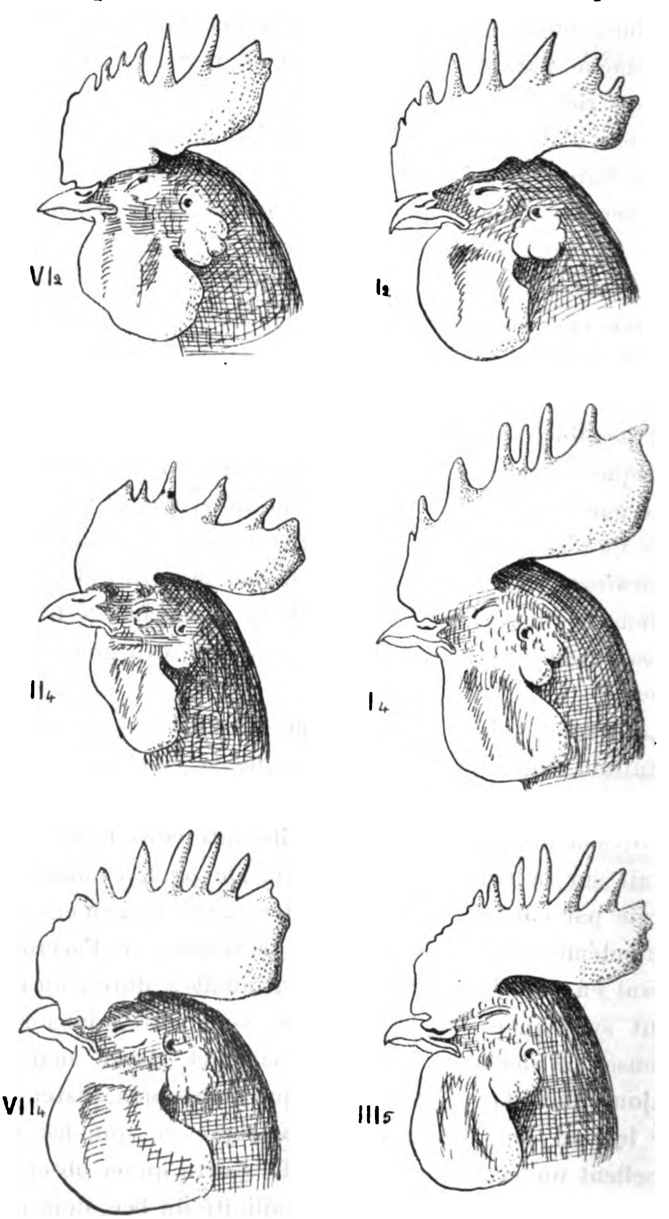


Fig. 43. Variation du bec chez des coqs carnivores de diverses générations.

Voici quelques mesures comparant les dimensions de la mâchoire inférieure du dernier coq décrit à celles de trois autres.

Longueur de la mâchoire inférieure depuis l'insertion des bajoues jusqu'au point antérieur où elle disparaît sous la supérieure	III_5	28 m/m
	(I_4, II_4, VII_4)	23 m/m
	Différence	5 m/m
Longueur de la mâchoire inférieure depuis la commissure jusqu'au même point en avant	III_5	38 m/m
	I_4—35, II_4—32, VII_4—32	33 m/m
	Différence	5 m/m

Si nous ajoutions ces 5 m/m, trouvés de deux façons, à 1 m/m de débordement inscrit au tableau, nous trouverions 6 m/m, ce qui accuserait une nouvelle progression et non pas un retrait. L'apparence de celui-ci est dû à la croissance de la mâchoire inférieure.

Observons bien que cette mandibule ne s'est pas effectivement allongée de 5 m/m, ce qui serait beaucoup trop. Mais, par un moindre enfoncement sous la mâchoire supérieure, son point antérieur de disparition est reporté de 5 m/m en avant.

La croissance des ongles a été plus manifeste encore que celle du bec, ou du moins traduite par des nombres plus forts, et encore notre tableau offre une série inférieure à la vérité. Nos mesures en effet sont toujours prises au compas et en droite ligne depuis la pointe de l'ongle jusqu'au milieu de sa base du côté dorsal ; mais en outre de l'allongement s'accuse une courbure de plus en plus marquée, dont notre mesure ne tient pas compte.

La croissance des ongles est tout aussi explicable que celle du bec. Le premier coq observé, I_2, avait 2 pouces (fig. 44) : l'un qui reposait sur le sol avec un ongle de 6 m/m, l'autre qui ne touchait *jamais* le sol avec un ongle recourbé de 23 m/m, longueur qu'aucun autre ongle n'a atteinte. Donc, en ne frottant pas à terre, les ongles s'allongent et se recourbent. Nos animaux, qui ne sont plus granivores, perdent progressivement l'instinct de

gratter incessamment, leurs ongles se développent, se recourbent,

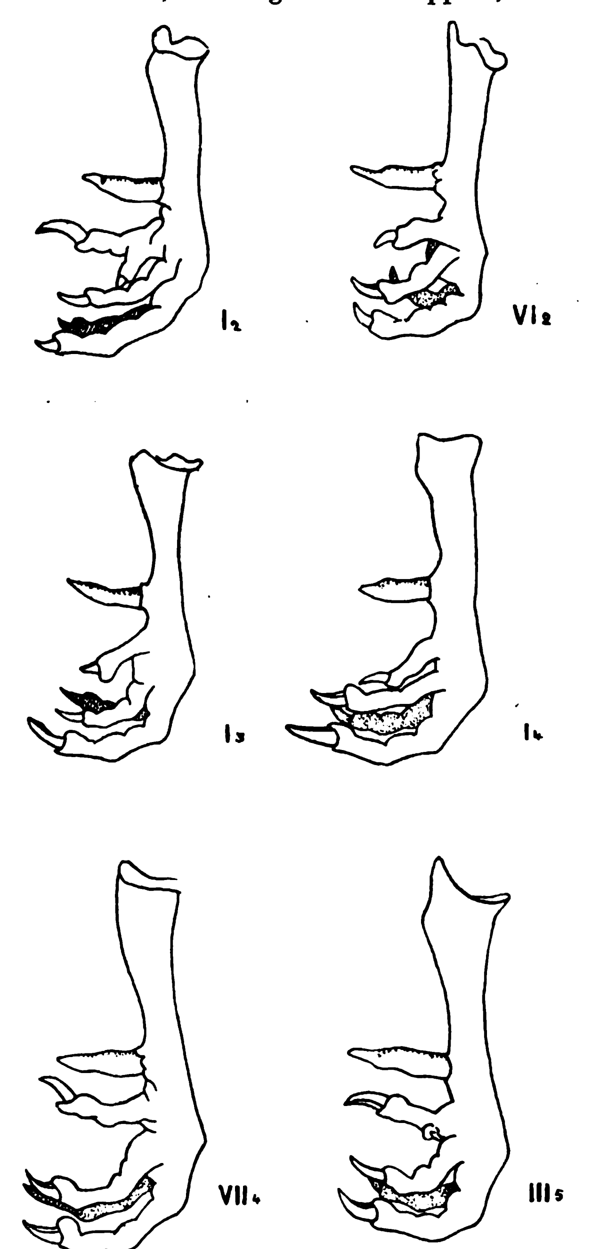


FIG. 44. Variations des ongles chez des coqs carnivores de diverses générations.

deviennent capables de faire les redoutables balafres dont nous avons parlé. Une série de dessins rigoureusement relevés sur nature et tous réduits de la même façon rend sensible cet accroissement progressif des ongles.

CHAPITRE X

HÉRÉDITÉ DES CARACTÈRES ACQUIS

SOMMAIRE. — Rareté des documents sur le sujet. — Caractères apparus et caractères acquis. — La progression dans la variation par le régime prouve l'hérédité. — Mesures directes sur de très jeunes animaux appartenant à diverses générations. — Avant toute action du régime, la variation est la même que chez les adultes. — Hérédité des caractères acquis. — Extinction d'une polydactylie originelle. — Apparition d'une autre polydactylie. — Mutation. — Rapports possibles des malformations polydactyles et de l'intoxication.

Il est peu de questions ayant soulevé des discussions plus abondantes que celle de l'hérédité des caractères acquis. Il en est peu également qui aient été discutées d'une façon aussi exclusivement théorique et aussi dépourvue de documentation. Quelques rares faits, toujours les mêmes, sont mis en avant ; tels, le cas des cobayes épileptiques de BROWN-SÉQUARD par les partisans de la transmission des caractères, ou celui des chats sans queue de l'île de Man par ceux qui contestent cette sorte d'hérédité.

Les belles recherches d'HUGO DE VRIES sur la mutation auraient, à ce qu'il me semble, dû trancher la question. Une mutation, caractère *nouveau*, est essentiellement transmissible par hérédité. Je sais bien que, pour beaucoup de biologistes, caractère *nouveau* ou *nouvellement apparu* n'est pas caractère *acquis* — acquis, c'est-à-dire résultant d'une modification connue qui change la vie de l'être soit dans son chimisme interne, soit dans les échanges entre sa substance et le milieu extérieur, soit dans les deux catégories à la fois.

Pour ma part, je ne puis concevoir qu'un caractère nouveau se montre s'il n'a été acquis, c'est-à-dire *déterminé* par quelque modification antécédente dans l'être qui le porte, ou dans ses

procréateurs, modification qui a son origine dans quelque changement de l'ambiance, ou dans quelque changement des rapports entre l'être et l'ambiance. Et le fait que ce changement ne nous est pas toujours précisément connu ne me semble pas une raison pour le nier, mais bien pour le chercher.

Que si cette façon de raisonner peut être prise pour le produit subjectif d'une mentalité spéciale, il ne faut pas oublier tout de même que le raisonnement inverse s'appuie sur un résultat négatif d'observation, sur une ignorance momentanée, tandis que le précédent repose sur des faits positifs. Les mutations héréditaires produites par BLARINGHEM (1) sur des pieds de maïs sectionnés se présentent avec une parfaite netteté comme des caractères acquis à la suite d'un traumatisme, qui a certainement changé quelque chose dans la plante et dans ses rapports avec le milieu.

Parmi les données de mon expérience à déterminisme défini, on peut et on doit chercher à démêler les arguments qu'elle apporte pour ou contre l'hérédité des modifications survenues. Afin de préciser, attachons-nous à la variation d'un seul organe : le gésier par exemple. Dans la série complète des couples qui se sont reproduits jusqu'au bout avec la moindre intoxication et la meilleure santé, on voit cet organe aller en diminuant de plus en plus (2). Donc le caractère, résultat du régime changé, n'est pas valable seulement pour la génération qui subit le changement et n'est pas tel que tout soit à recommencer à chaque génération, sans quoi la variation demeurerait constante et n'irait pas en croissant. Il y a quelque chose qui est transmis d'une génération à la suivante, en raison de quoi celle-ci pousse la variation plus loin.

Prenons un organe d'un autre type : le foie par exemple. Il a été en croissant constamment pendant les quatre générations : 0, 1, 2, 3. Si j'avais arrêté là mon expérience et personne ne pouvait me le reprocher, puisqu'aussi bien elle eût encore été

(1) BLARINGHEM, Bull. Scient. de la France et de la Belgique, 1907.

(2) Voir p. 212.

une des plus longues réalisées chez les animaux, j'étais en droit de conclure, comme pour le gésier, à la transmission des caractères acquis.

En persévérant, j'ai constaté la régression du foie. Est-ce à dire que le caractère acquis ne se transmet plus ? que le foie revient à son état primitif ? En aucune façon. Les foies réduits de la fin de l'expérience ne sont pas les petits foies du début. Ces derniers avaient un faible volume par la raison d'un régime peu toxique et d'une assimilation aisée ; les autres sont petits par cachexie, résultat du surmenage et de l'empoisonnement.

Le caractère acquis est au total une hausse suivie d'une baisse. La hausse continuée nous menait à l'adaptation carnivore, comme je l'ai montré; arrêtée, elle aboutissait à la mort de l'espèce.

Au surplus s'il est vrai que la transformation réalisée des races est une face du problème de l'évolution, leur extinction n'en est elle pas une autre, plus large peut-être. La paléontologie est-elle faite d'autre chose que de l'extinction des races, des espèces et des classes ? et cette extinction n'est-elle pas un manque d'adaptation à des conditions changées ?

Le caractère acquis dans son entier est, ai-je dit, pour certains organes la baisse continue, pour certains autres la hausse suivie de baisse. Or, c'est cette transmission même, telle quelle, que l'on retrouve si l'on compare entre eux de très jeunes animaux appartenant aux diverses générations.

L'étude de l'hérédité des caractères sur les jeunes animaux demande quelques précautions. On sait en effet que MAUREL a appelé l'attention sur ce fait que le rapport des organes nutritifs au poids total est beaucoup plus élevé chez les animaux de petite taille que chez les animaux de grande taille et, dans une même espèce, chez les jeunes que chez les adultes. Dans ce dernier cas, la variation est bien loin d'être négligeable ; il faut donc s'astreindre, si l'on veut comparer un jeune d'une certaine génération avec un jeune d'une autre génération, à ce

que les animaux soient aussi voisins comme âge que cela est possible.

En présence des difficultés croissantes pour mener à bien les incubations, je me suis gardé de sacrifier volontairement des jeunes et n'ai pas pu, en conséquence, être maître de les avoir rigoureusement au même âge ; par rigoureusement j'entends ayant juste le même nombre de jours. Dans les morts qui se sont produites, je ne puis donc utiliser que les lots formés d'animaux qui se trouvent à peu près comparables ; cela réduit la quantité de mes données mais rend démonstratives celles qui restent et cela vaut mieux.

Le tableau suivant donne les rapports des principaux organes à 100 grammes du poids total. Les poulets étudiés ont respectivement 12, 7, 11 et 17 jours et sont donc d'âges assez voisins pour qu'on ne soit pas abusé par la variation ontogénique. De plus, ces poulets sont morts après de brefs malaises de 24 ou 48 heures qui ne les ont pas amaigris, ce qui eût changé tous les rapports par faiblesse du poids total. Ils appartiennent comme on le voit à trois générations distinctes : un poulet granivore, deux de la 4e génération carnivore et un de la 6e.

ORGANES	GRANIVORE		CARNIVORES de 4e génération				CARNIVORE de 6e génération	
	12 jours		III4 7 jours		VI4 11 jours		I6 17 jours	
Poids total...........	85 gr.	30	50 gr.		74 gr.	3	100 gr.	
Jabot jaugé à l'eau...	18	7	11	2	8	61	3	8
Poids du cœur.......	1		1	30	1	34	0	41
— du foie........	5		6	4	5	18	2	98
— de la rate......	0	1	0	08	0	09	0	53
Longueur de l'intestin .	114	97	118		86	81	99	
Poids du pancréas.....	0	57	0	40	0	47	0	46
Poids de l'estomac total	6	92	5	78	5	11	3	76
— du gésier.......	5	69	4	10	3	63	2	97
Longueur d'un cæcum.	9	58	10	40	7	26	6	50
Poids des 2 reins.....	1	31	2	72	1	95	1	21
— des 2 poumons.	1	70	0	49	1	61	0	38

Si l'on compare entre eux, sur ces jeunes sujets, les organes

qui nous ont donné de larges et incontestables modifications dans la série des adultes : le jabot, l'estomac, le gésier, les cæcums, on voit qu'ils décroissent de même constamment dans la série des jeunes.

Le foie et les reins, après avoir augmenté, décroissent ; le caractère complet avec toute sa variation se trouve reproduit.

L'importance de la rate est à noter chez le dernier poulet comme un signe de l'intoxication héritée, ses uretères au surplus étaient gorgées de cristaux qui semblaient être de l'urate de soude et fournissaient énergiquement la réaction de la muréxide.

Puisque ces jeunes sujets présentent toutes les modifications que nous avons suivies chez les adultes comme effet du changement de régime et puisque ce régime n'a pas eu le temps d'agir personnellement sur eux pendant leur courte vie, il faut bien conclure que les modifications leur ont été transmises par hérédité.

Une autre série intéressante est formée par deux animaux qui ne peuvent être comparés avec les précédents parce qu'ils sont plus jeunes (3 jours et 2 jours). De plus, n'ayant pas été disséqués immédiatement, ils ont été conservés dans du formol à 4 % puis plongés l'un et l'autre 20 heures dans de l'eau renouvelée afin de rendre à leurs organes une certaine souplesse. Ce dernier résultat médiocrement atteint n'a pas permis d'évaluer la jauge du jabot ; on a comparé par leurs poids ces organes, séparés du tube digestif par deux coups de ciseaux nets au-dessus et au-dessous de la dilatation œsophagienne qu'ils forment. De plus, la longueur du tube digestif a été contrôlée par son poids. En tous cas les deux poulets, ayant été traités l'un et l'autre exactement de la même façon, sont parfaitement comparables entre eux. L'un appartient à la 2e génération carnivore, l'autre à la 6e. Ce sont deux jeunes mâles.

On voit encore, par les rapports de leurs organes au poids total, que le premier de ces poulets appartient aux générations à rein et à foie croissants, tandis que le second appartient aux générations où ces organes régressent.

ORGANES	RAPPORTS A 100 GR. DE POIDS TOTAL	
	P_2	P_6
Poids total sans vitellus.........	33 gr. 10	31 gr. 78
Cœur..........................	1 05	0 85
Foie	5 10	3 74
Longueur du tube digestif.......	83 08	69 5
Poids du tube digestif..........	16 31	10 54
— du jabot.................	1 06	0 22
— du gésier................	5 86	2 92
— des poumons.............	0 96	0 81
— des reins................	1 14	0 85

Le tube digestif, le jabot et le gésier marquent la réduction que nous avons rencontrée chez les adultes et avec la même intensité.

J'aurais encore pu faire un lot de 4 coqs : deux appartenant à la 2e génération carnivore, un à la 4e et un à la 5e ; ils étaient respectivement âgés de 142, 147, 149 et 138 jours et par suite bien comparables à ce point de vue. Mais les deux premiers avaient été sacrifiés dès le début de leur maladie ; les deux derniers, au contraire, avaient été conservés jusqu'à leur mort spontanée, ils étaient pour leur âge très chétifs et de faible poids. La considération des rapports de leurs organes au poids total est sans intérêt. En supposant qu'ils aient pu atteindre avec les *mêmes organes internes* le même poids que leurs frères bien portants de la même génération et du même âge, et en calculant dans ce cas les rapports organiques on obtient une série tout aussi démonstrative que la précédente. Cependant je ne veux point en faire état, n'étant pas sûr d'avoir le droit d'augmenter le poids total sans augmenter aussi les organes, c'est-à-dire ne croyant pas pouvoir faire l'hypothèse que la réduction a porté exclusivement sur la graisse, sur le squelette et sur les masses musculaires. Il est bien vrai qu'elle s'est ainsi réalisée d'abord et surtout, mais il resterait de l'aléa.

Dans cette question controversée, il ne faut apporter que des données incontestables.

Je veux appeler maintenant l'attention sur une curieuse variation qui s'est produite sans que l'on puisse, *en l'état actuel de nos connaissances*, la rattacher logiquement au changement de régime. Beaucoup de biologistes l'appelleraient, en cette circonstance, variation spontanée et, comme elle se répète trois générations de suite, elle répond même à la définition de la *mutation*. En fait, elle apparaît au cours d'une expérience sur le changement de régime ou, si l'on veut généraliser, au cours d'une intoxication poursuivie dans une race.

Voici ce dont il s'agit. Deux races ont été mises en expérience, représentées par deux femelles et un seul mâle, soit un couple pour chaque race, le coq unique figurant deux fois comme il le fait réellement dans la reproduction.

Dans l'une des lignées (β) le coq aussi bien que la poule ont quatre doigts à chaque patte, ce qui est la norme ; dans l'autre (α), le coq ayant quatre doigts, la poule en a cinq *aux deux pattes*.

Or, à la seconde génération carnivore, ce dernier couple donne 2 poulets avec 5 doigts aux deux pattes et 4 avec 4 doigts : le caractère régresse donc devenant 1/3 au lieu de 1/2. A la génération d'après (P_3) il est tout à fait perdu.

Dans la série β, les sujets restent avec 4 doigts aux deux pattes 3 générations de suite (P_1, P_2, P_3) puis à la suivante (P_4) on voit les 5 doigts apparaître et, notons bien le fait, dans une série où l'hérédité n'y est pour rien du tout, puisque le caractère ne s'est jamais montré sur les ascendants. Il apparaît tout de suite avec une grande fréquence.

Le caractère nouveau n'est pas au reste exactement le même que celui qui a été perdu depuis deux générations déjà par la série voisine (α). Ce dernier consistait *exclusivement* en 5 doigts aux deux pattes, celui que nous voyons apparaître consiste parfois aussi en 5 doigts aux deux pattes, mais plus souvent en 5 doigts à une seule patte, et tous les doigts supplémentaires ne sont pas égaux entre eux ; il y a des degrés dans leur importance. Le seul titre commun aux deux cas est donc la *polydactylie* sans qu'elle soit rigoureusement de même sorte.

Une génération de plus le caractère se maintient et la fréquence des 5 doigts aux deux pattes augmente, bien que la polydactylie à une seule patte se retrouve encore. Enfin le seul poulet éclos de la 6e génération avait 5 doigts à une patte. J'insiste sur ce que cette malformation n'est pas identique à celle du début dans l'autre série. Il y a même certains animaux comme V_4 pour lesquels on eût aussi bien pu parler de 6 doigts que de 5 (fig. 45).

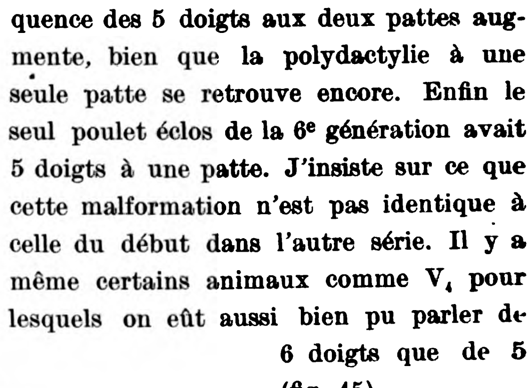


Fig. 45.
Patte d'un poulet polydactyle (V_4).

Le tableau suivant montre les variations de la polydactylie dans les générations successives.

GÉNÉRATIONS	SÉRIE α				SÉRIE β			
	Nombre total d'Animaux	Animaux avec 5 doigts aux 2 pattes	Animaux avec 5 doigts à 1 seule patte	Nombre de doigts supplémentaires pour 100 animaux	Nombre total d'Animaux	Animaux avec 5 doigts aux 2 pattes	Animaux avec 5 doigts à 1 seule patte	Nombre de doigts supplémentaires pour 100 animaux
P_0	2	1	0	100	2	0	0	0
P_1	2	1	0	100	2	0	0	0
P_2	6	2	0	66, 6	3	0	0	0
P_3	6	0	0	0	2	0	0	0
P_4	1	0	0	0	6	1	3	85
P_5					12(1)	3	2	66, 6
P_6					5(2)	0	2	40

A vrai dire, le caractère nouveau de la série β ne peut d'une façon satisfaisante être étudié comme mutation quant à sa fréquence. Il y a trop peu d'animaux en expérience et les grands

1) Ce nombre 12comprend les 8 éclosions réalisées plus 4 développements assez avancés sur lesquels le caractère en question a été examiné.

2) Même remarque.

nombres deviennent indispensables lorsque le déterminisme est incertain. Je tenais seulement à signaler l'existence d'un phénomène de ce genre et son apparition si curieuse.

Bien que j'ignore les relations qui peuvent exister entre l'apparition de la polydactylie et la nutrition en général et plus spécialement l'intoxication et l'insuffisance de l'excrétion, je suis tenté de croire à l'existence d'un rapport entre les deux phénomènes. Rappelons à ce sujet qu'à la génération P_4, à laquelle le caractère survient, la baisse du foie et du rein se manifeste également. C'est en tous cas une question qui vaut la peine d'être examinée de près.

On ne peut se laisser arrêter par l'objection que la polydactylie se montre spontanément dans la nature, d'abord parce que personne ne sait si c'est vraiment spontanément. Le seul fait certain est qu'on n'a pas encore saisi de rapprochement entre ce phénomène et d'autres ; cela ne veut pas dire qu'il n'y en a point et qu'il n'y en aura jamais à faire.

En outre, si l'on parle spécialement de la race des poules Houdan qui ont régulièrement 5 doigts aux deux pattes, on sait que ces animaux réputés pour l'abondance de leur ponte, sont, d'autre part, tenus en suspicion comme n'étant pas assez rustiques et comme difficiles à élever. Tout cela ne serait-il pas la marque d'une faiblesse excrétrice, voisine de l'insuffisance, qui du moins s'est révélée dans nos recherches par l'incapacité tout de suite atteinte de faire croître cette fonction et les organes qui l'assurent.

CHAPITRE XI

ANOMALIES — PATHOLOGIE

Sommaire. — Etude limitée aux états résultant du régime. — Retard dans l'enclosion et la résorption de la vésicule vitelline. — Cause des échecs à l'éclosion et des morts très précoces. — Un poulet avec un second jaune enclos dans l'abdomen. — Arthrites douloureuses et déformantes de l'articulation tibio-tarsienne. — Leur guérison rapide par le régime végétarien. — Réactions peaussières sur les pattes. — Poussées supplémentaires de plumes. — Interprétation de la plume et du poil comme phénomène excréteur. — Utérus et oviducte.

Je n'ai pas l'intention de faire en ce chapitre un relevé de toutes les manifestations pathologiques que j'ai observées, telles que diarrhées épidémiques survenues sans que j'en ai pu percevoir la cause et que j'ai néanmoins notées parce qu'elles se traduisaient dans les courbes de croissance par une petite baisse ou un petit plateau. Les renseignements de cet ordre m'ont ensuite été fort utiles pour éliminer avec certitude les accidents qui auraient pu rendre douteuse la place du point d'inflexion principal dont j'ai signalé l'importance au chapitre II.

Egalement je parlerai à peine d'une affection de la langue assez généralisée chez les poules de 3e génération. Elle consistait en un boursouflement et un décollement de tout l'épiderme de la langue, qui pouvait s'enlever d'un seul coup comme dans la maladie de la *pépie*. Mais il y avait cette différence importante que, dans la pépie, on enlève un étui d'aspect corné, tandis qu'en ce cas il s'agissait d'un manchon mou, flasque et de couleur jaune. Il était au surplus bourré de bactéries banales, principalement de *sarcines*. Je laisse également de côté des manifestations de tuberculose intestinale malgré l'importance et la fréquence qu'elles prirent spécialement à la 4e génération. Elles me parurent dues aux poussières du sol, sur lequel les aliments traînaient parfois et disparurent effectivement après que j'eus fait renouveler le sable et le gravier.

Je parlerai surtout des *états* pathologiques en rapport certain

avec le régime, simples exagérations des phénomènes généraux rencontrés chez tous les animaux qui le subissent, même chez ceux que l'on n'est pas tenté de déclarer malades.

En premier lieu, la résorption de la vésicule vitelline est fort entravée. On sait qu'environ 20 heures avant l'éclosion ce qui reste de la vésicule vitelline est enclos dans la cavité abdominale du poulet et se résorbe en quelques jours. Bien que DUBUISSON (1) fasse remarquer qu'il y a d'assez grandes différences quant au degré de résorption entre deux poulets du même âge, les écarts que je veux signaler sont tellement amples qu'ils traduisent certainement un grand retard dans l'élimination du vitellus.

Voici, en regard des nombres que donne H. VIRCHOW (2) pour les poulets ordinaires jusqu'au 7e jour, ceux que j'ai pu observer sur les poulets carnivores et sur un poulet ordinaire du 12e jour.

AGE des Poulets	GRANIVORES		CARNIVORES	
	Poids du Poussin	Poids de la vésicule vitelline	Poids du Poussin	Poids de la vésicule vitelline
12 heures	37 gr. 2	5 gr. 34		
36 —	35 33	3 24		
3 jours	33 75	2 50		
3-4 —	36 93	0 60	38 gr. 85 (2e gén.)	5 gr. 75
6-7 —	39 54	0 43		
5-6 —	43 66	0 05		
7 —			50 (4e gén.)	15
11 —			74 (4e gén.)	1 75
12 —	85 30	0		
17 —			100 (5e gen.)	0 05

Pour son reste de vésicule vitelline, mon poulet de 17 jours est comparable à un poulet normal de 5 à 6 jours, c'est-à-dire trois fois moins âgé ; mon poussin de 11 jours est comme celui de 3 à 4 jours environ, ce qui donne à peu près le même rapport du triple au simple.

Le poulet de 7 jours que j'ai noté avec sa vésicule vitelline de 15 grammes est tout à fait à part et mérite une mention spéciale.

(1) DUBUISSON. — *Contribution à l'étude du vitellus*, 1906.

(2) HANS VIRCHOW. — *Der Dottersack des Hühnchens*, 1892.

Je n'en ai pas tenu compte dans les éclosions pour rechercher la quotité des mâles en raison de son cas un peu particulier.

Ce poussin provient en effet d'un œuf qui pesait 80 grammes et qui presque certainement contenait deux jaunes. En pareil cas, MITROPHANOW a signalé en 1898 l'existence de deux cicatricules et, la même année, FÉRÉ a décrit après 72 heures d'incubation soit deux débuts d'évolution, soit un seul, soit aucun.

Je laissai l'œuf aller jusqu'à l'éclosion. Il en sortit un seul poulet bien conformé ; toutefois celui-ci avait subi un retard de 12 heures et tenait difficilement sur pieds. Le lendemain il allait bien et, pendant 7 jours ½, vécut avec ses frères, puis fut trouvé mort. Notons que c'était un jeune mâle.

Son ombilic était encore apparent par une croûte cicatricielle et, au-dessous, tangent intérieurement se trouvait un ombilic vitellin, obturé seulement parce qu'il reposait sur la cicatrice ectodermique. Une masse vitelline pesant 15 grammes, c'est-à-dire presque autant qu'un jaune entier (19 grammes), était enfermée dans une poche endodermique, rattachée au tube digestif par le diverticule de MECKEL qui devient chez l'adulte le 3e cæcum. Le diverticule communiquait encore, mais faiblement, avec cette poche du jaune par une petite lumière où ne passait pas une tête de fine épingle mais que traversait un crin de brosse.

Sur ce poulet la veine coccygéo-mésentérique, dont les ramifications peaussières forment des plaques sous-cutanées congestives, envoie à la partie inférieure de la poche endodermique une branche qui se ramifie et se diffuse en plaques sanguines autour de l'ombilic vitellin. Ce territoire sanguin communique avec un second, duquel part un filet qui, réuni aux diverses veines mésentériques, se rend à la veine porte.

Le jaune examiné ne porte aucune trace d'évolution embryonnaire ni d'altération putride ; son aspect est caséeux.

La reconstitution probable de cette ontogénie est la suivante. Il y avait deux jaunes plus ou moins adhérents ensemble. L'un d'eux a seul évolué en embryon et le second a été englobé par

le développement de l'endoderme, qui s'est poursuivi sur lui. Depuis le 19e jour de l'incubation, auquel s'est faite l'enclosion du sac vitellin dans la paroi du corps, jusqu'à la mort, le premier jaune a été presque tout résorbé et il n'est resté que le second à peu près entier.

Indépendamment de ce cas singulier, la difficulté de résorption pour la vésicule vitelline a joué un très grand rôle dans les échecs à l'éclosion, que nous avons subis, ou dans les morts très précoces survenues aux premiers jours de vie.

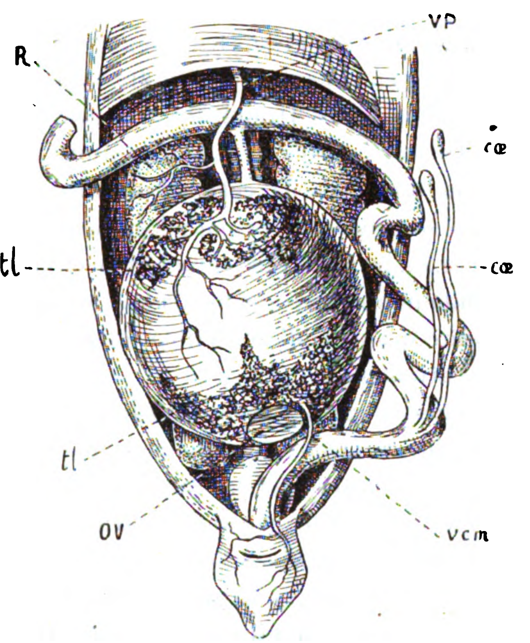


FIG. 46. Anatomie d'un poulet de 7 jours avec un second jaune inclus dans l'abdomen.

V P, veine porte; *cæ*, cæcum; *vcm*, veine coccygéo-mésentérique; *ov*, ombilic vitellin; *tl*, territoire lacunaire; *R*, rein.

L'incubation chez la poule dure, on le sait, 21 jours presque exactement, plutôt avec une légère avance; quand les 21 jours sont révolus presque tous les poussins d'une couvée sont éclos et les premiers sortis ont 3 ou 4 heures d'avance sur ce terme. Il en était ainsi aux premières incubations que j'ai réalisées pour obtenir ma seconde et ma troisième génération carnivore.

A la naissance de la 4e, on observait à l'éclosion un retard sensible. Une couvée mise le matin du 23 mai 1903 a éclos seulement le 14 juin au matin soit après 22 jours pleins. Aux générations suivantes, presque toutes les éclosions ont demandé 22 jours et quand vers la fin du 21e jour sortait un poulet plus précoce, la poule suivant son instinct cherchait à aider les autres

éclosions possibles. La plupart ne se faisaient pas et l'on trouvait des poulets qui semblaient être du 19e ou du 20e jour, c'est-à-dire dont la vésicule vitelline n'était pas enclose dans l'abdomen. Ils n'ont pas été comptés comme éclosions mais seulement comme « développements » dans le tableau de la page 252.

On est amené à penser que le manque de résorption est dû aux toxines alimentaires passées dans l'œuf; elles engourdissent, en quelque manière, les phagocytes qui absorbent le vitellus, ou arrêtent la secrétion des diastases qui, à un certain moment, jouent, d'après DUBUISSON, un rôle important.

Diverses sortes de manifestations arthritiques se sont montrées au cours de cette expérience et, incontestablement, de tous les phénomènes pathologiques, elles étaient les plus attendues. La forme la plus caractérisée et la plus visible a été l'arthrite douloureuse avec gonflement et déformation des jarrets, c'est-à-dire des articulations tibio-tarsiennes ; elle s'est montrée progressivement.

Chez les poules granivores initiales et chez les premières carnivores on n'avait rien remarqué de semblable, malgré l'attention apportée à observer les animaux en expérience.

A la seconde génération carnivore, la poule IV_2 accusa, le 225e jour de sa vie, à l'articulation en question, une douleur qui la faisait boiter et se tenir accroupie sur les jarrets ; puis le mal disparut spontanément. Il est intéressant de noter que cette affection toxique fut guérie par suite de sa coïncidence avec le début de la ponte, amenant une forte évacuation d'albumine. Ce dérivatif empêcha l'accumulation des déchets dus à l'excès des albuminoïdes. On peut voir en effet à l'appendice que cette poule, ayant émis au 210e jour un œuf isolé, se prit à pondre régulièrement au 237e.

Plusieurs poulets de la génération suivante, la troisième carnivore, montrèrent la maladie d'une façon beaucoup plus précoce, plus énergique et même ils moururent rapidement du malaise général dont elle était le signe. Le coq VI_3 prit une arthrite des deux jarrets le 23e jour de sa vie ; il mourut au 70e ;

la poule VII_3 fut atteinte de la même façon le 49e jour et mourut le 115e ; le coq V_3 eut une arthrite d'une seule patte au 59e jour et mourut le 122e.

Les arthrites de ces trois animaux semblaient très douloureuses ; ils ne pouvaient se tenir debout et reposaient toujours sur le ventre ou sur le côté. Bientôt l'articulation tibio-tarsienne enfla et le pied en entier fut déjeté extérieurement. L'examen des poids donnés à l'appendice montre que la croissance fut régulière jusqu'au moment où le symptôme se montra ; la baisse du poids ou plutôt la moindre hausse le précède d'un temps qui varie entre 2 et 15 jours.

Les poulets de la 4e génération présentèrent les mêmes symptômes ; mais, inquiété par les difficultés de l'élevage et désormais fixé sur les suites possibles de l'affection si on la laissait évoluer, je résolus de la soigner. En septembre 1903, vers leur 90e jour, les coqs I_4 et II_4 commencèrent à fléchir sur les jarrets et à se tenir difficilement debout. Je les fis isoler et nourrir pendant huit jours avec de la bouillie de farine mélangée de son et de feuilles hachées de laitue crue. Ils guérirent complètement ; c'était une nouvelle façon de prouver que la cause du mal était bien le régime.

A la 5e génération, le coq II_5 commença à prendre, au 54e jour de sa vie, une allure maladive qui me porta à le mettre au régime végétal, pain et salade ; mais il ne l'accepta pas et ses compagnons non plus. L'évolution des instincts et des appétits commençait à se faire ; pas encore cependant d'une façon irréductible. Car les trois animaux I_5, II_5 et III_5 laissés en présence de pain trempé pour toute nourriture se décidèrent à le manger. A ce régime le coq II_5 se remit complètement mais au bout de 8 jours, lui et les autres refusèrent à nouveau l'aliment. Comme le but poursuivi était atteint, je n'insistai pas.

Le fait a un double intérêt : la guérison par le régime végétarien et la répugnance qu'éprouvent pour lui des animaux chez lesquels il était normal quelques générations plus tôt et dont les parents l'acceptaient encore à l'occasion. Les apôtres

du végétarianisme rencontrent dans leur propagande des circonstances de ce genre.

En outre des arthrites douloureuses et déformantes dont nous venons de parler, beaucoup des animaux étudiés, surtout dans les dernières générations, montrèrent sur les pattes une réaction cutanée assez curieuse. La peau se boursouflait, soulevant les écailles, prenait un aspect dartreux et produisait une desquamation furfurale assez abondante. Cette affection, une fois déclarée, ne régressait jamais ; je dois dire que jamais non plus je n'ai, à cause d'elle, interrompu le régime.

Les premières générations de mes animaux, mis jeunes en expérience, ne la montrèrent pas. J'en ai au contraire observé le développement rapide chez un grand nombre, au moins les 2/3, des poules déjà âgées que j'achetais pour faire des incubations et que je mettais au régime de la viande, afin qu'elles pussent tout de suite conduire à cet aliment les jeunes poussins qu'elles auraient à élever. J'ai parfois remarqué, sur les poules élevées dans les fermes des environs de Paris, une affection semblable, moins étendue toutefois et ordinairement limitée à la base de la patte. Il faut ajouter qu'en raison de la vente facile de leurs œufs les animaux en question sont copieusement nourris et même surnourris avec diverses préparations à base de poudre de viande.

Dans la mesure où il est permis d'identifier les processus pathologiques chez des êtres aussi éloignés que les oiseaux et l'homme, je comparerais assez volontiers la manifestation que je viens de décrire à une poussée herpétique ou eczémateuse.

Mon attention a de plus été appelée sur le développement assez important de plumes sur les pattes, entre les écailles. Je sais qu'il existe des races de poules chez lesquelles les pattes sont normalement couvertes de plumes ; mais je ne puis dire si ce caractère, aujourd'hui fixé dans la race, a eu pour apparaître un déterminisme comparable à celui que j'ai observé. Quoi qu'il en soit, les plumes qui ont poussé sur les pattes de mes poules n'étaient visiblement annoncées par aucune hérédité.

Tous les sujets mis en expérience à l'origine avaient les pattes parfaitement lisses. Ce fut à la 2e et plus encore à la 3e génération dans la série α, à la 4e et à la 5e dans la série β, que le caractère prit une sérieuse importance.

Cette observation paraît nous montrer la plume comme une réaction excrétrice supplémentaire, ayant une poussée nouvelle quand les organes normaux d'excrétion (foie et rein) restent en dessous de la tâche qu'ils doivent accomplir. On la voit tout de suite en concordance avec de nombreux autres faits et l'accord suggère une hypothèse que je ne puis m'empêcher d'exprimer, car elle répond à la bonne caractéristique de l'hypothèse : à savoir qu'elle est susceptible d'appeler la recherche et l'expérience.

Si la formation de la plume (et du poil évidemment) se montre comme une réaction excrétrice parce qu'elle est capable de s'exagérer quand les besoins excréteurs augmentent, il faut aussi la considérer comme normalement excrétrice et non plus seulement comme une protection ou une parure pour l'animal. Dans ce cas alors, nous comprendrions de quelle façon les organismes mâles que nous avons montrés plus intoxiqués que les femelles sont en même temps les plus garnis de plumes et de poils, sans qu'il y ait pour nous lieu d'invoquer le désir ou le besoin de plaire aux femelles et pas davantage la sélection des plus beaux. Ces phénomènes ne seraient plus à considérer comme des causes mais seulement comme des effets ultérieurs et accessoires.

Nous comprendrions encore comment, l'intoxication organique croissant avec l'âge, les poussées de plumes et de poils la suivent, comment, dans l'espèce humaine par exemple, après les cheveux se montrent les poils pubiens et axilaires, comment, plus tard, la barbe, plus tard encore les poils de la poitrine chez les mâles qui ne les ont pas acquis vers la puberté, comment enfin surgit la dernière poussée qui consiste dans l'allongement et l'épaississement des sourcils. Ces trois dernières réactions excrétrices n'atteignent pas les femelles, mieux pourvues en foie et en rein, ou en tous cas les atteignent peu et ordinairement

tard. La perte des cheveux ou leur blanchissement que l'âge amène aussi sont des phénomènes d'autre sorte et ne portent pas plus atteinte aux conclusions précédentes que les maladies du rein n'empêchent de considérer cet organe comme normalement excréteur.

D'autre part, l'abaissement de la température ralentit certainement les échanges nutritifs et l'on voit, en hiver, croître les poussées herpétiques ou eczémateuses chez ceux qui en sont atteints. Si la production du poil et de la plume est une manifestation de même sorte, il est naturel qu'elle s'exagère au froid, qu'il y ait des fourrures d'hiver, qu'il y ait des fourrures polaires. Et nous atteindrions de la sorte à de véritables explications où n'interviendraient plus jamais l'intérêt ou l'avantage, le désir ou la volonté de l'animal.

J'ai eu déjà occasion de signaler comment le régime carné avait développé l'instinct germicide et comment une des poules, VIII$_2$, ayant le cloaque piqué par le bec de sa compagne, qui cherchait à atteindre son œuf aussitôt que possible, en vint à contracter une tumeur par suite de la rétention des œufs avant qu'ils ne fussent recouverts de leur coquille. Plusieurs œufs, 5 ou 6 autant que j'ai pu l'apprécier par leurs restes plus ou moins informes, demeurèrent ainsi sans être évacués et dégénérèrent dans l'oviducte. Ce dernier en

Fig. 47. Oviducte dilaté en faux utérus par rétention de la ponte.

fut dilaté de la façon que je reproduis dans le dessin ci-joint (fig. 47).

Je n'insisterais pas autrement sur cette circonstance pathologique, si elle ne nous permettait de concevoir la facilité avec laquelle peut se développer une véritable dilatation utérine sur un oviducte qui normalement n'en comporte pas. Et ceci n'est pas sans intérêt pour nous faire comprendre que, même d'une façon rapide, le Reptile ovipare put devenir le Mammifère vivipare.

CHAPITRE XII

QUELQUES COMPARAISONS AVEC LES MAMMIFÈRES

SOMMAIRE. — Expériences de divers auteurs sur les mammifères. — Haute toxicité probable du régime insectivore. — L'excrétion supplémentaire par les carapaces et par les coquilles — Echecs de mes tentatives pour adapter des souris au régime carné. — Les mammifères semblent plus saturés d'intoxications et moins capables d'en supporter de nouvelles que les oiseaux. — Rapprochements avec les courbes de croissance. — Causes originelles d'intoxication chez les mammifères. — Vie utérine, vie lactée. — L'excrétion en urée et l'excrétion en acide urique. — Conclusions.

Il n'a point été fait sur les mammifères d'expérience qui puisse être entièrement comparée aux miennes, c'est-à-dire qui porte sur les modifications dues à un changement de régime poursuivi pendant plusieurs générations.

Quelques recherches plus courtes donnent cependant des résultats qui, fort importants pour la physiologie et la pathologie, peuvent être utilement confrontés avec les miens.

MAUREL a alimenté pendant plusieurs mois des lapins avec du fromage et a constaté un développement inusité de leur foie. C'est au reste cet auteur qui a le premier montré que, d'une façon générale, les carnivores ont une quantité relative de foie plus élevée que les herbivores.

J. NOÉ (1) a nourri assez longtemps des hérissons exclusivement avec de la viande crue de cheval. Son expérience me semble inverse des autres, c'est-à-dire qu'au lieu d'être une

(1) *C. S. Soc. Biolog.* du 23 nov. 1901 au 26 juillet 1902.

étude d'intoxication accrue elle est une étude de désintoxication et n'est pas, d'ailleurs, moins intéressante pour cela. Le hérisson, en effet, est normalement insectivore et, bien que la viande de cheval soit plus toxique que celle des animaux ordinaires de boucherie, elle l'est moins, je crois, que la chair des insectes. Il n'y a pas à cet égard de données formelles ; mais, en raison de ce que j'ai dit au chapitre précédent de la plume et du poil, je suis très porté à considérer les insectes, gros excréteurs de chitine, comme fortement intoxiqués, aussi bien d'ailleurs que les crustacés, excréteurs de lourdes carapaces, ou les mollusques, excréteurs de pesantes coquilles.

Je fais remarquer en passant que j'assimile à des excrétions supplémentaires les organes ordinairement appelés *protecteurs* de l'animal ; c'est moins finaliste certainement, plus scientifique et plus fécond pour les recherches qui peuvent être entreprises avec ce point de départ entièrement changé.

Comme conséquence de cette manière de voir, le hérisson en passant de la chair d'insectes à la viande de cheval se désintoxique. Un fait qui concorderait exactement avec ce point de vue c'est que sa production d'urée diminue d'une façon régulière ; elle passe d'après les données de J. Noé de 6 gr. 925 par kilogramme au mois de mai 1901 à 2 gr. 808 au mois de mai 1902. L'auteur en question conclut que le régime carné exclusif diminue énormément l'urée. Le résultat ainsi exprimé est extrêmement paradoxal, unique en son genre, et même il risque d'induire en erreur. Comme, d'autre part, absolument rien n'autorise à réputer inexactes des mesures qui semblent au contraire soigneuses, l'interprétation véritable m'en paraît celle que je propose, à savoir : que le passage de l'aliment chair d'insecte à l'aliment chair de mammifère est une désintoxication.

C'est pour cela sans doute que l'expérience de Noé a duré sans peine plus longtemps que les autres expériences sur les mammifères, chiens ou souris, qui étaient de véritables surintoxications alimentaires.

J. Noé compare en outre le rapport de certains organes au

poids total chez les hérissons normaux et chez deux animaux de cette espèce qui sont morts, l'un après 8 mois l'autre après 11 mois du régime à la viande de cheval. Les reins ont très peu varié tandis que le foie a augmenté d'une façon notable. Mais l'augmentation de ce seul organe, sans concordance avec les autres données relatives à l'excrétion, ne permet pas de conclure à une intoxication. Il se peut fort bien que l'organe soit surmené non de son côté excréteur mais de son côté assimilateur, qu'il éprouve seulement plus de peine à transformer en glycogène des albuminoïdes inaccoutumés. L'augmentation de poids, en un mot, peut venir du foie glycogénique plutôt que du foie hépatique : l'observation micrographique seule serait propre à lever ce doute. Et c'est une occasion nouvelle de dire combien des recherches de cette sorte seraient utiles pour compléter les mensurations, spécialement chez les mammifères.

De son côté, E. Dufourt (1) a expérimenté en mettant des chiens au régime carné exclusif, toujours à la viande de cheval. Il a reconnu, comme il était naturel, un important accroissement de l'urée. De son expérience je retiendrai surtout qu'elle n'a pas pu continuer longtemps. Les animaux fortement intoxiqués perdaient leurs poils, se recouvraient d'eczéma, maigrissaient et mouraient en quelques semaines.

Weiss (2) dont j'ai signalé déjà les expériences sur les canards avait essayé de les réaliser aussi avec des souris. A plusieurs reprises il a échoué ; les souris qu'il élevait au grain vivaient très bien ; celles qu'il nourrissait à la viande de cheval mouraient au bout de 2 ou 3 mois.

En 1901 et 1902 j'ai moi-même échoué dans plusieurs tentatives analogues ; cependant je faisais vivre mes souris carnivores 5 à 6 mois et ce meilleur résultat tient, je le suppose, uniquement à ce que je leur donnais de la viande fraîche d'animaux de boucherie et non de la viande de cheval.

Il n'est pas utile de s'étendre longuement sur les données

(1) Dr E. Dufourt. — *Journal de Physiologie et de Pathologie générales*, mai 1902.

(2) G. Weiss. — *C. R. Soc. Biologie*, 26 octobre 1901.

recueillies au cours de ces expériences manquées ; notons seulement que, comme E. Dufourt et conformément aux résultats classiques, j'ai toujours obtenu beaucoup plus d'urée du côté carnivore que du côté granivore. Je veux toutefois signaler que, chez plusieurs des animaux qui sont morts de ce régime, le foie avait subi une véritable dégénérescence graisseuse, dont le processus serait relativement facile à suivre et sûrement intéressant pour la pathologie de l'organe.

De ces divers essais il faut conclure à la difficulté grande, pour ne pas dire à l'impossibilité, de faire brusquement passer un mammifère végétarien ou peu carnivore à un régime tout à fait carnivore. Le fait est au contraire possible chez les oiseaux et le changement ne manifeste d'inconvénients qu'après plusieurs générations.

Une conclusion qui se présente tout de suite à l'esprit est la suivante : les mammifères ne supportent pas de surintoxication parce qu'ils sont déjà arrivés, même jeunes, à une intoxication qui ne peut guère être dépassée sans péril. Ce résultat est tout à fait d'accord avec celui que j'ai déjà mis en évidence au chapitre II à propos des courbes de croissance.

Si l'on se demande maintenant quelles raisons rendent ainsi le mammifère particulièrement saturé de toxines, on peut les apercevoir dans ce fait que, véritablement, c'est de tous les Vertébrés celui qui a le moins de jeunesse. Il n'entreprend pas dès l'état d'œuf une vie nouvelle et des échanges nouveaux avec le monde ambiant. Dans l'utérus maternel, sa vie se réalise par l'intermédiaire d'un organisme ayant déjà longuement vécu, déjà âgé et déjà chargé des intoxications vitales. Après, c'est l'alimentation lactée qui lui passe encore des produits élaborés par un organisme dont la vie s'avance. Le mammifèreest d'abord, comme le fait remarquer Giard, un parasite interne puis un parasite externe avant de mener une vie libre.

Pour terminer ce parallèle des mammifères et des oiseaux, il n'est pas sans intérêt de rappeler une remarque de Metchnikoff sur la longévité relative de ces derniers et sur leur

verte vieillesse comparée à la décrépitude rapide des mammifères.

Il faut en outre observer que les mammifères, saturés d'intoxication, excrètent principalement en urée et les oiseaux en acide urique. Nos expériences paraissent apporter une certaine contradiction à ces résultats classiques en montrant les oiseaux tout de même plus plastiques du côté excréteur. Un mammifère, en effet, dont la production d'acide urique augmente est considéré comme ayant une excrétion moins parfaite et même insuffisante, et la conclusion sans doute est valable pour la comparaison entre divers états d'un même mammifère ou entre divers mammifères. Mais elle ne paraît pas se prêter à une généralisation nécessaire. En d'autres termes, il ne semble pas absolument vrai que la dépuration en urée soit supérieure à la dépuration en acide urique quel que soit l'organisme. Il y a là en tous cas une question d'une certaine importance.

En présence des difficultés d'adaptation au régime carné, on peut se demander comment il y a des carnivores dans la nature. Remarquons que l'expérience par nous réalisée a été particulièrement brutale et a mis du jour au lendemain une race granivore en face d'un régime carné exclusif. Scientifiquement il le fallait pour l'étude rigoureuse d'un déterminisme ; mais naturellement les choses ne se sont jamais passées ainsi.

Les guérisons d'arthrites que j'ai obtenues, rien que par un retour de 8 jours au régime végétarien, montrent suffisamment que, tout au moins chez les oiseaux, un régime mixte progressivement poussé vers la consommation en viande aurait eu chance d'aboutir et dans un temps relativement faible.

En terminant, qu'il me soit permis de faire remarquer que si j'ai apporté quelques données précises et résolu quelques problèmes, j'en ai soulevé plus encore et de cette manière indiqué, je pense, combien de semblables recherches étendues et poursuivies pourraient être fructueuses.

A une époque encore peu éloignée de nous, Cl. Bernard et de Lacaze-Duthiers discutaient sur les limites de la physio-

logie et de la zoologie, posaient la question de savoir à laquelle des deux disciplines appartient la prépondérance et la résolvaient chacun à sa manière. Je crois, pour ma part, que le temps de ces querelles est passé, que la collaboration seule est efficace, et que l'on doit chercher à résoudre les problèmes que la zoologie pose, et qu'il faut d'abord connaître, avec les méthodes que la physiologie donne, ou, pour employer des termes que je trouve commodes et plus généraux : la statique et la cinématique ne se peuvent achever que dans la dynamique.

POST-SCRIPTUM

En achevant de corriger mes épreuves je prends connaissance d'un mémoire de SCHEPELMANN intitulé *Ueber die gestaltende Wirkung verschiedener Ernährung auf die Organe der Gans.* (Archiv. für Entwicklungsmechanik ; 1re partie, t. XXI, 1906 ; 2e partie, t. XXIII, 1907.) Ce travail contient d'intéressants renseignements. Relativement aux organes que nous avons étudiés l'un et l'autre, SCHEPELMANN se trouve d'accord avec moi pour la variation du rein et de la rate.

Il constate une opposition relativement au foie entre les données de MAUREL, les siennes propres et une indication que j'avais publiée dans une de mes notes préliminaires par laquelle je ne reconnaissais à cet égard aucune différence sensible entre les poules granivores et les carnivores. Le présent mémoire complétant et rectifiant mes données primitives rétablit l'accord.

SCHEPELMANN signale un contraste entre l'exagération de la ponte que j'ai indiquée à mes premières générations carnivores et le fait qu'il a trouvé les testicules des oies carnivores peu développés et stériles. Le contraste ne subsiste pas avec les

faits de stérilité progressive que j'ai publiés dès 1903 et qui sont plus accusés encore dans le présent mémoire.

Une contradiction formelle demeure entre ses résultats relatifs au tube digestif : longueur intestinale, longueur du cæcum, poids du gésier, qu'il trouve *accrus* par le régime carné et les miens qui indiquent une *réduction*. Les écarts que nous mentionnons l'un et l'autre sont tout à fait hors de comparaison avec les petites erreurs possibles sur la mesure. Il faut conclure à l'opposition objective à ce point de vue entre l'oie et la poule.

A ce propos je dois dire que la hulotte dont j'ai pris les mensurations anatomiques et dont le foie, le rein, le gésier, s'accordaient avec mes expériences, m'a au contraire présenté une longueur intestinale tout à fait en discordance. Son rapport anatomique est 331 m/m d'intestin pour 100 gr. de poids total, c'est-à-dire trois fois plus que chez une poule ordinaire.

Mon Rapace sans doute était un jeune animal de 160 gr. seulement et de ce fait avait droit à une majoration d'intestin ; mais pas aussi forte, je pense. Je me proposais d'étudier à nouveau la question soulevée par ce fait, si peu conforme aux données classiques de l'anatomie comparée. En le rapprochant du résultat expérimental de Schepelmann, on doit conclure que le problème de l'adaptation des organes à l'aliment est un peu moins simple qu'il n'a d'abord paru et qu'il faut encore un certain nombre de données étendues et approfondies pour en tenir la solution totale.

APPENDICE

DONNÉES NUMÉRIQUES

Nous disposons ici toutes les mesures qui ont servi à construire les courbes utilisées dans les divers chapitres et qui parfois s'étendent même au-delà. Ces données peuvent être intéressantes tant pour contrôler nos calculs et nos conclusions que pour servir de comparaison à quelque autre recherche sur différents sujets.

Appendice au Chapitre II

POIDS DE LA GÉNÉRATION GRANIVORE ET DE LA PREMIÈRE GÉNÉRATION CARNIVORE

DATES	Jours de vie (*)	GRANIVORES I_0	GRANIVORES II_0	GRANIVORES III_0	CARNIVORES I_1	CARNIVORES II_1	CARNIVORES III
		gr.	gr.	gr.	gr.	gr.	gr.
1900. 21 décemb.	150	1.516	1.063	928	888	934	928
28 —	157	1.780	1.178	1.070	1.038	1.030	1.258
1901. 4 janvier..	164	1.758	1.244	1.248	1.260	1.281	1.180
11 —	171	1.804	1.274	1.320	1.322	1.400	1.341
18 —	178	1.888	1.368	1.410	1.407	1.486	1.396
25 —	185	1.814	1.389	1.388	1.470	1.534	1.525
1er février.	192	1.844	1.291	1.355	1.646	1.596	1.645
8 —	199	1.957	1.405	1.385	1.722	1.700	1.836
15 —	206	1.933	1.381	1.374	1.832	1.779	1.787
22 —	213	1.966	1.373	1.374	1.834	1.896	1.827
1er mars...	220	1.930	1.376	1.549	1.809	1.930	1.632
8 —	227	2.025	1.390	1.655	1.865	2.062	1.779
15 —	234	1.986	1.393	1.797	1.883	1.965	1.731
22 —	241	2.022	1.394	1.838	1.912	1.948	1.729
29 —	248	1.965	1.398	1.805	1.953	2.050	1 812
5 avril....	255	1.991	1.427	1.796	1.962	2.022	1.891
12 —	262	2.000	1.480	1.818	1.972	2.021	1.870
19 —	269	2.051	1.454	1.667	2.008	2.020	1.898
26 —	276	2.054	1.442	1.745	2.016	2.126	1.839
3 mai.....	283	2.084	1.421	1.677	2.000	2.054	1.900
10 —	290	2.067	1.421	1.589	1.995	1.961	1.877
17 —	297	2.067	1.485	1.518	2.000	1.988	1.818
24 —	304	2.125	1.455	1.507	2.009	1.882	1.748
31 —	311	2.090	1.514	1.757	2.020	2.032	1.780
7 juin	318	2.070	1.397	1.696	2.062	2.050	1.797
14 —	325	2.067	1.337	1.687	2.076	2.021	1.734
21 —	332	2.122	1.293	1.724	2.064	1.996	1.776
28 —	339	2.174	1.333	couve	2.075	2.045	1.862
5 juillet...	346	2.119	1.340	»	2.074	1.990	1.849
12 —	353	2.105	1.237	1.398	2.037	1.922	1.748
19 —	360	2.132	1.164	1.491	2.031	1.991	1.788
25 —	367	2.125	1.093	1.640	2.088	2.045	1.670

(*) Pour ces générations le nombre des jours de vie n'est donné qu'approximativement ; il est donné exactement pour les suivantes que nous avons fait éclore.

DATES	Jours de vie	GRANIVORES			CARNIVORES		
		I_0	II_0	III_0	I_1	II_1	III_1
		gr.	gr.	gr.	gr.	gr.	gr.
2 août....	374	2.138	1.216	1.692	2.088	1.884	1.661
9 —	381	2.162	1.124	1.664	2.145	1.925	1.630
16 —	388	2.157	1.160	1.751	2.125	1.900	1.707
23 —	395	2.116	1.215	1.835	2.152	1.890	1.712
30 —	402	2.307	1.332	1.917	2.277	1.950	1.937
6 septemb.	409	2.200	1.162	1.745	2.215	1.930	1.860
13 —	416	2.275	1.202	1.699	2.252	1.942	1.825
20 —	423	2.215	1.284	1.746	2.228	1.842	1.752
27 —	430	2.250	1.354	1.730	2.257	1.812	1.746
4 octobre ..	437	2.310	1.240	1.693	2.330	1.867	1.857
11 —	444	2.311	1.195	1.879	2.350	1.895	1.795
18 —	451	2.365	1.207	1.902	2.379	1.850	1.959
25 —	458	2.402	1.202	1.964	2.420	1.907	1.927
1er novemb.	464	2.400	1.227	1.990	2.442	1.685	1.825
8 —	471	2.402	1.282	2.076	2.457	1.595	1.773
15 —	478	2.433	1.300	2.146	2.482	1.586	1.731
22 —	485	2.544		2.340	2.458	1.522	1.775

POIDS DE LA SECONDE GÉNÉRATION CARNIVORE

DATES	Jours de vie	I_2	II_2	III_2	IV_2	V_2	VI_2	VII_2	VIII_2
		gr.	gr.	gr.	gr.	gr.	gr.	gr.	gr.
1901. 15 juillet.	4	55	49, 6	53	52, 5	53	51	45	45
17 —	6	69, 5	61	67	66	66	66, 5	55	54
19 —	8	83	72	77	76	76, 5	81	63	68
21 —	10	100, 5	85	95, 5	84, 5	90	98	77	79, 5
23 —	12	113, 5	94	107	97	96	109, 5	83	88, 5
25 —	14	137	110	130	116	118	131	102, 5	105
27 —	16	162, 5	132	155	136	140	159	122	125
29 —	18	186, 5	150, 5	180	157	155, 5	182	145	142, 5
31 —	20	211	171	199	181, 5	182, 5	201, 5	156	162
2 août .	22	240	198	232	198, 5	209	233, 5	177, 5	184
4 —	24	255	210	250	215	231	264, 5	189	195
6 —	26	278	226, 5	269	228, 5	243	282	194, 5	202
8 —	28	330	256	300	270	285	310, 5	231, 5	235, 5
10 —	30	366, 5	280, 5	340	298	317	335	244, 5	259
12 —	32	375	296	341, 5	302	320, 5	332, 5	245	250
14 —	34	405	315	381	340, 5	364	346	261	270
16 —	36	440	345	425	359	380	380	285	290
18 —	38	455	350	432	372	395	389, 5	275	277
20 août..	40	498	380	454, 5	402	365, 5	354, 5	300	314
22 —	42	544	418, 5	493	435	361	364	315	348
24 —	44	595	447	550	487	364	428	322, 5	414
26 —	46	615	483	561	500, 5	354	458	345	438
28 —	48	650	490	581	527	357	484	350	445
30 —	50	700	546	609	560	380	526	387. 5	498

DATES	Jours de vie	I_2	II_2	III_2	IV_2	V_2	VI_2	VII_2	VIII_2
		gr.	gr.	gr.	gr.	gr.	gr.	gr.	gr.
1er sept.	52	754	560	641	585	390	547	398	532
3 —	54	804	590	665	605	405	556	419	554
5 —	56	864	630	692	645	431	614	447	595
7 —	58	907	647	727	677	469	665	470	645
9 —	60	917	652	740	674	470	701	482	637
11 —	62	970	687	770	644	502	712	509	684
13 —	64	1.032	734	832	702	570	790	522	727
15 —	66	1.077	768	832	762	600	842	598	792
17 —	68	1.120	800	814	769	627	824	604	801
20 —	71	1.170	831	871	785	700	895	664	845
24 —	75	1.240	880	924	795	725	958	722	909
27 —	78	1.298	909	996	814	797	1.050	789	974
1er oct..	82	1.368	965	1.069	861	842	1.177	860	1.065
4 —	85	1.389	997	1.103	912	910	1.230	944	1.104
8 —	89	1.477	1.031	1.137	963	943	1.309	1.007	1.135
11 —	92	1.510	1.068	1.205	1.004	998	1.367	1.050	1.195
15 —	96	1.577	1.102	1.280	1.065	1.064	1.442	1.117	1.210
18 —	99	1.624	1.130	1.332	1.065	1.074	1.519	1.127	1.234
22 —	103	1.698	1.164	1.389	1.097	1.150	1.585	1.195	1.299
25 —	106	1.730	1.198	1.427	1.167	1.179	1.646	1.243	1.330
29 —	110	1.802	1.189	1.520	1.217	1.212	1.725	1.271	1.350
1er nov.	113	1.880	1.201	1.550	1.245	1.257	1.755	1.282	1.372
5 —	117	1.896	1.220	1.557	1.285	1.282	1.777	1.332	1.415
8 —	120	1.946	1.237	1.558	1.301	1.305	1.783	1.337	1.395
12 —	124	2.025	1.277	1.600	1.329	1.390	1.776	1.387	1.459
15 —	127	2.060	1.285	1.619	1.351	1.430	1.795	1.395	1.472
22 —	134	2.185	1.322	1.735	1.383	1.510	1.905	1.442	1.517
29 —	141	2.244	1.365	1.745	1.422	1.530	2.035	1.492	1.540
6 déc...	148	2.342	1.382		1.467		2.261	1.487	1.477
13 —	155	2.374	1.407		1.490		2.185	1.481	1.562
20 —	162	2.420	1.413		1.548		2.310	1.515	1.585
27 —	169	2.535	1.428		1.610		2.459	1.592	1.630
1902. 3 janv..	176	2.566	1.446		1.687		2.526	1.637	1.650
10 —	183	2.637	1.497		1.751		2.565	1.727	1.725
17 —	190	2.662	1.558		1.849		2.657	1.759	1.841
24 —	197	2.647	1.577		1.956		2.625	1.857	1.946
31 —	204	2.640	1.589		2.095		2.655	1.887	2.019
7 février	211	2.622	1.639		2.040		2.690	1.970	1.950
14 —	218	2.649	1.747		2.032		2.728	1.995	2.000
21 —	225	2.673	1.910		1.979		2.705	2.008	2.005
28 —	232	2.709	1.929		1.854		2.587	2.090	2.045
7 mars..	239	2.700	1.870		1.940		2.764	1.990	2.045
14 —	246	2.704	1.893		1.898		2.772	2.048	2.004
21 —	253	2.715	1.836		1.982		2.728	2.002	2.066
28 —	260	2.680	1.820		2.020		2.725	2.015	2.050
4 avril .	267	2.605	1.800		2.051		2.715	2.026	2.014
10 —	273	2.648	1.895		2.007		2.723	1.980	2.000
17 —	280	2.642	1.912		2.074		2.713	2.019	2.065
24 —	287	2.670	1.861		2.095		2.700	1.952	2.090
1er mai.	294	2.625	1.935		2.092		2.675	2.022	2.042
7 —	300	2.639	1.982		2.080		2.630	1.940	1.955

DATES	Jours de vie	I_2	II_2	III_2	IV_2	V_2	VI_2	VII_2	VIII_2
		gr.	gr.		gr.		gr.	gr.	gr.
14 mai..	307	2.625	1.918		2.085		2.705	1.929	1.821
22 —	315	2.665	1.948		2.077		2.658	1.905	2.035
29 —	322	2.660	1.940		2.045		2.705	1.877	2.150
5 juin ..	329	2.680	1.915		1.952		2.675	1.877	2.165
12 —	336	2.622	1.910		2.004		2.688	1.943	2.185
19 —	343	2.624	1.894		1.955		2.663	1.953	2.182
26 —	350	2.619	1.945		2.020		2.722	1.912	2.218
3 juillet.	357	2.644	1.919		2.012		2.772	1.996	2.215
10 —	364	2.621	1.922		1.948		2.755	1.925	2.137
17 —	371	2.637	1.996		2.000		2.768	1.948	2.168
24 —	378	2.660	1.885		2.057		2.737	1.918	2.022
31 —	385	2.664	1.960		2.085		2.750	1.880	2.012
7 août..	392	2.690	1.791		2.072		2.729	1.905	2.119
14 —	399	2.604	1.822		2.079		2.660	1.775	2.092
21 —	406	2.620	1.839		2.062		2.715	1.785	2.108
28 —	413	2.635	1.820		2.045		2.804	1.812	2.112
4 sept..	420	2.650	1.812		2.080		2.635	1.745	2 212
11 —	427	2.692	1.912		1.948		2.700	1.837	2.079
18 —	434	2.675	1.874		1.993		2.670	1.868	1.895
25 —	441	2.685	1.883		1.944		2.759	1.835	
2 octob.	448	2.752	1.860		2.002		2.760	1.830	
9 —	455	2.802	1.833		2.003		2.780	1.860	
16 —	462	2.815	1.900		2.014		2.865	1.761	
23 —	469	2.834	1.807		1.944		2.838	1.655	
31 —	476	2.865	1.640		1.800		2.905	1.610	
6 nov...	483	2.798	1.568		1.585			1.615	

POIDS DE LA TROISIÈME GÉNÉRATION CARNIVORE

DATES	Jours de vie	I_3	II_3	III_3	IV_3	V_3	VI_3	VII_3	VIII_3
		gr.	gr.	gr.	gr.	gr.	gr.	gr.	gr.
1902. 24 juin ..	1	46	44	39	36, 5	38, 5	37	41	43
26 —	3	54, 5	47, 5	46	47, 5	46, 5	46, 5	48, 5	49, 5
28 —	5	67	57	51, 5	58	61	60	59, 5	60
30 —	7	82	68	63	70	74, 5	74	68	73
2 juillet.	9	96	80	70	81	93	88	83	88
4 —	11	112	93	81	96	104	104	95	105
6 —	13	127	106	89	110	115	120	109	120
8 —	15	144	120	101	117	124	132	119	134
10 —	17	161	133	111	126	135	147	128	151
12 —	19	184	149	134	142	150	166	141	172
14 —	21	208	165	152	160	168	182	151	195
16 —	23	230	169	169	184	180	196	165	212
18 —	25	256	195	183	198	206	201	187	238
20 —	27	279	210	206	215	242	178	203	264
22 —	29	327	247	229	250	277	178	231	305
24 —	31	346	261	246	256	288	198	238	325
26 —	33	370	283	265	295	307	209	257	356

DATES	Jours de vie	I_3	II_3	III_3	IV_3	V_3	VI_3	VII_3	VIII_3
		gr.	gr.	gr.	gr.	gr.	gr.	gr.	gr.
28 juillet.	35	402	302	292	323	322	213	285	382
30 —	37	426	322	310	345	355	222	309	419
1er août.	39	453	348	337	380	388	230	332	442
3 —	41	489	375	352	408	426	244	355	462
5 —	43	500	399	368	444	445	253	374	480
7 —	45	520	420	386	480	467	264	396	505
9 —	47	561	439	418	534	516	279	428	540
11 —	49	610	460	447	581	563	293	450	574
13 —	51	635	463	456	582	540	297	412	604
15 —	53	698	501	494	635	579	307	400	645
17 —	55	740	520	513	692	616	322	397	678
19 —	57	784	542	532	750	672	335	398	711
21 —	59	835	574	563	800	712	354	400	737
25 —	63	929	644	635	830	715	329	437	815
28 —	66	960	670	645	873	765	329	429	829
1er sept.	70	1.067	714	710	945	830		459	899
4 —	73	1.120	750	752	972	842		460	940
8 —	77	1.220	797	815	995	875		470	997
11 —	80	1.260	807	842	1.010	895		488	1.080
15 —	84	1.310	870	897	1.069	949		488	1.078
18 —	87	1.358	913	930	1.120	998		478	1.123
22 —	91	1.443	946	958	1.160	1.009		475	1.186
25 —	94	1.525	988	1.002	1.270	1.038		483	1.230
29 —	98	1.605	1.023	1.043	1.332	1.062		458	1.305
2 octob.	101	1.695	1.072	1.127	1.425	1.095		500	1.390
6 —	105	1.780	1.092	1.252	1.530	1.178		493	1.407
9 —	108	1.782	1.110	1.202	1.564	1.219		501	1.418
16 —	115	1 888	1.160	1.250	1.690	1.320		517	1.452
23 —	122	1.955	1.190	1.262	1.752	1.370			1.510
30 —	129	2.175	1.258	1.362	1.877				1.604
6 nov...	136	2.275	1.265	1.372	1.965				1.646
13 —	143	2.427	1.282	1.383	2.272				1.720
20 —	150	2.406	1.298	1.372	2.315				1.732
27 —	157	2.470	1.298	1.378	2.515				1.828
4 déc...	164	2.550	1.302	1.462	2.542				2.032
11 —	171	2.580	1.314	1.483	2.590				2.192
18 —	178	2.686	1.314	1.541	2.637				2.172
25 —	185	2.646	1.400	1.655	2.745				2.304
1903. 1er janv.	192	2.680	1.410	1.752	2.772				2.290
8 —	199	2.714	1.422	1.856	2.780				2.276
15 —	206	2.657	1.447	1.797	2.708				2.237
22 —	213	2.652	1.442	1.712	2.835				2.300
29 —	220	2.740	1.484	1.728	2.890				2.197
5 février	227	2.835	1.587	1.779	2.953				2.100
12 —	234	2.836	1.675	1.935	2.955				2.220
19 —	241	2.865	1.814	1.998	2.862				2.300
26 —	248	2.820	1.822	1.950	2.889				2.195
5 mars..	255	2.880	1.877	1.957	3.010				2.172
12 —	262	2.880	1.915	1.905	3.012				2.345
19 —	269	2.850	1.925	1.900	3.025				2.347
26 —	276	2.827	1.930	1.903	3.055				2.350
2 avril .	283	2.790	1.970	1.976	3.057				2.429

DATES	Jours de vie	I_3	II_3	III_3	IV_3	V_3	VI_3	VII_3	VIII_3
		gr.	gr.	gr.	gr.				gr.
9 avril.	290	2.788	2.007	1.959	3.066				2.476
16 —	297	2.760	2.006	1.956	3.040				2.400
23 —	304	2.737	2.000	1.945	3.030				2.374
30 —	311	2.690	1.963	1.889	3.083				2.340
7 mai...	318	2.730	2.045	1.912	3.078				2.335
14 —	325	2.725	2.065	1.910	3.096				2.315
21 —	332	2.727	2.046	1.882	3.033				2.305
28 —	339	2.746	2.000	1.860	3.022				2.290
4 juin..	346	2.769	1.917	1.835	3.016				2.250
11 —	353	2.765	couve	1.790	3.009				2.209
18 —	360	2.760	»	1.883	3.050				2.251
25 —	367	2.738	»	1.845	3.096				2.169
2 juillet.	374	2.745	»	1.860	3.118				2.160
9 —	381	2.752	1.290	1.932	3.132				2.170
16 —	388	2.749	1.242	1.945	2.995				2.177
23 —	395	2.776	1.215	1.872	3.102				2.150
30 —	402	2.755	1.225	1.890	3.147				2.137
6 août..	409	2.757	1.376	1.846	3.111				2.243
13 —	416	2.762	1.494	1.747	3.100				2.207
20 —	423	2.778	1.649	1.819	3.078				2.219
27 —	430	2.740	1.640	1.800	3.062				2.118
3 sept..	437	2.762	1.637	1.782	3.074				2.092
10 —	444	2.760	1.795	1.755	3.038				2.165
17 —	451	2.700	1.838	1.796	2.960				2.008
24 —	458	2.675	1.850	1.860	2.885				1.903
1 oct. .	465	2.690	1.812	1.818	2.845				1.843
8 —	472	2.545	1.844	1.724	2.800				1.812
15 —	479	2.432	1.892	1.670	2.655				1.827
22 —	486		1.900	1.528	2.586				
29 —	493		1.752	1.524					
5 nov...	500		1.631	1.506					
12 —	507		1.565	1.582					
19 —	514		1.522	1.492					
26 —	521		1.498						
3 déc. ..	528		1.440						

POIDS DE LA QUATRIÈME GÉNÉRATION CARNIVORE
(3 *Eclosions*)

DATES	Jours de vie	I_4	II_4	Jours de vie	IV_4	V_4	Jours de vie	VII_4
		gr.	gr.		gr.	gr.		
1903. 18 juin	1	52	49					
20 —	3	61	56					
22 —	5	69	66					
24 —	7	95	85	1	40,5	37		
26 —	9	110	101	3	49	45		
8 —	11	130	122	5	61	53		
30 —	13	152	140	7	72	63		
2 juillet....	15	180	168	9	87	88		

DATES	Jours de vie	I_4	II_4	Jours de vie	IV_4	V_4	Jours de vie	VII_4
		gr.	gr.		gr.	gr.		gr.
1903. 4 juillet....	17	213	196	11	104	109	1	39
6 — ...	19	233	225	13	117	123	3	49
8 — ...	21	249	257	15	129	137	5	60
10 — ...	23	282	273	17	145	146	7	73
12 — ...	25	310	306	19	166	171	9	89
14 — ...	27	340	339	21	184	198	11	107
16 — ...	29	360	370	23	210	224	13	143
18 — ...	31	398	423	25	224	255	15	159
20 — ...	33	424	454	27	242	274	17	182
22 — ...	35	478	503	29	273	308	19	220
24 — ...	37	513	550	31	302	337	21	250
26 — ...	39	585	590	33	325	374	23	289
28 — ...	41	637	665	35	346	402	25	324
30 — ...	43	650	694	37	373	423	27	346
1er août....	45	705	730	39	393	467	29	389
3 — ...	47	750	769	41	420	494	31	417
5 — ...	49	785	820	43	448	532	33	462
7 — ...	51	808	887	45	488	572	35	510
9 — ...	53	861	934	47	531	602	37	555
11 — ...	55	904	972	49	551	614	39	598
13 — ...	57	970	1.040	51	585	675	41	650
15 — ...	59	1.005	946	53	603	695	43	654
17 — ...	61	1.035	1.003	55	661	710	45	688
19 — ...	63	1.102	1.073	57	660	643	47	720
21 — ...	65	1.092	1.120	59	591	660	49	755
23 — ..	67	1.107	1.211	61	680	705	51	823
25 — ...	69	1.135	1.260	63	716	739	53	890
27 — ...	71	1.130	1.319	65	745	758	55	890
29 — ...	73	1.150	1.331	67	750	780	57	941
31 — ...	75	1.180	1.400	69	768	757	59	950
3 septembre	78	1.177	1.400	72	810	832	62	1.040
7 — ...	82	1.274	1.493	76	865	940	66	1.148
10 — ...	85	1.379	1.604	79	945	1.025	69	1.264
14 — ...	89	1.485	1.682	83	1.043	1.112	73	1.371
17 — ...	92	1.568	1.765	86	1.115	1.175	76	1.402
21 — ...	96	1.665	1.852	90	1.157	1.205	80	1.500
24 — ...	99	1.698	1.800	93	1.218	1.290	83	1.530
28 — ...	103	1.702	1.894	97	1.233	1.327	87	1.583
1er octobre .	106	1.706	1.921	100	1.275	1.325	90	1.615
5 — ...	110	1.873	1.942	104	1.340	1.402	94	1.817
8 — ...	113	1.917	2.132	107	1.358	1.470	97	1.885
12 — ...	117	1.989	2.204	111	1.415	1.498	101	1.978
15 — ...	120	2.015	2.348	114	1.450	1.570	104	2.089
19 — ...	124	2.098	2.321	118	1.425	1.552	108	2.134
22 — ...	127	2.213	2.377	121	1.505	1.598	111	2.244
29 — ...	134	2.380	2.456	128	1.545	1.638	118	2.391
5 novembre.	141	2.479	2.538	135	1.570	1.700	125	2.559
12 — ...	148	2.535	2.536	142	1.675	1.772	132	2.744
19 — ...	155	2.633	2.536	149		1.750	139	2.798
26 — ...	162	2.722	2.677	156		1.819	146	2.971
3 décembre.	169	2.717	2.755	163		1.832	153	2.969
10 — ...	176	2.760	2.820	170		1.881	160	3.113

DATES	Jours de vie	I_4	II_4	Jours de vie	IV_4	V_4	Jours de vie	VII_4
		gr.	gr.			gr.		gr.
17 décembre.	183	2.795	2.818	177		1.944	167	3.209
24 — ...	190	2.782	2.852	184		2.015	174	3.274
31 — ...	197	2.815	2.839	191		2.014	181	3.267
1904. 7 janvier ...	204	2.925	2.942	198		2.082	188	3.311
14 — ...	211	3.033	3.040	205		2.139	195	3.401
21 — ...	218	2.940	3.031	212		2.118	202	3.489
28 — ...	225	2.964	2.775	219		2.130	209	3.402
4 février ...	232	3.051	2.885	226		2.322	216	3.459
11 — ...	239	3.137	2.900	233		2.460	223	3.548
18 — ...	246	3.071	2.920	240		2.417	230	3.506
25 — ...	253	3.095	2.820	247		2.412	237	3.422
3 mars	260	3.131	2.680	254		2.410	244	3.370
10 — ...	267	3.062	2.230	261		2.424	251	3.420
17 — ...	274	3.080		268		2.579	258	3.435
24 — ...	281	3.037		275		2.548	265	3.412
31 — ...	288	3.078		282		2.430	272	3.452
7 avril	295	3.072		289		2.315	279	3.420
14 — ...	302	3.040		296		2.339	286	3.443
21 — ...	309	3.088		303		2.307	293	3.425
28 — ...	316	2.954		310		2.362	300	3.450
5 mai......	323	2.932		317		2.520	307	3.540
12 — ...	330	2.875		324		2.505	314	3.445
19 — ...	337	2.890		331		2.340	321	3.439
26 — ...	343	2.894		338		2.515	328	3.440
2 juin......				345		2.432	335	3.493
9 — ...				352		2.442	342	3.492
16 — ..				359		2.530	349	3.398
23 — ...				366		2.520	356	3.531
30 — ...				373		2.479	363	3.485
7 juillet				380		2.325	370	3.516
14 — ..				387		2.318	377	3.577
21 — ...				394		2.540	384	3.567
28 — ...				401		2.454	391	3.623
4 août				408		2.528	398	3.624
11 — ...				415		2.420	405	3.627
19 — ...				423		2.381	413	3.621
25 — ...				429		2.465	419	3.650
1er septemb.				436		2.367	426	3.545
8 — ...				443		2.360	433	3.598
15 — ...				450		2.190	440	3.608
22 — ...				457		2.122	447	3.612
29 — ...				464		2.089	454	3.621
6 octobre ...				471		2.119	461	3.739
13 — ...				478		2.069	468	3.698
20 — ...							475	3.732

POIDS DE LA CINQUIÈME GÉNÉRATION CARNIVORE

(2 *Eclosions*)

DATES	Jours de vie	I_5	II_5	III_5	Jours de vie	IV_5
		gr.	gr.	gr.		gr.
1904. 6 juin	3	45	49	50		
8 —	5	53	57,5	53,5		
10 —	7	68	69	62		
12 —	9	78	75	68		
14 —	11	90	80	64		
16 —	13	104	90	57		
18 —	15	113	112	76		
20 —	17	130	134	88		
22 —	19	147	147	107		
24 —	21	166	160	123		
26 —	23	181	178	143		
28 —	25	206	198	165		
30 —	27	235	224	199		
2 juillet	29	271	244	243		
4 —	31	294	281	264		
6 —	33	314	285	281		
8 —	35	355	304	315		
10 —	37	390	333	340		
12 —	39	415	360	367		
14 —	41	445	388	417		
16 —	43	485	400	458	3	43
18 —	45	503	398	508	5	51
20 —	47	530	403	515	7	66
22 —	49	572	451	569	9	83
24 —	51	600	489	602	11	97
26 —	53	628	532	637	13	112
28 —	55	681	583	723	15	113
30 —	57	715	624	771	17	153
1er août	59	712	589	756	19	165
3 —	61	825	670	900	21	213
8 —	66	760	600	828	26	272
11 —	69	872	777	956	29	323
15 —	73	1.003	720	1.027	33	382
19 —	77	1.040	788	1.152	37	440
22 —	80	1.105	828	1.209	40	500
25 —	83	1.160	812	1.288	43	570
29 —	87	1.220	870	1.354	47	635
1er septembre	90	1.285	920	1.483	50	702
8 —	97	1.377	1.022	1.640	57	867
15 —	104	1.506	1.107	1.852	64	1.070
22 —	111	1.596	1.056	2.005	71	1.262
29 —	118	1.605	1.063	2.130	78	1.410
6 octobre	125	1.635	1.138	2.330	85	1.630
13 —	132	1.687	1.097	2.448	92	1.847
20 —	139	1.710		2.570	99	1.916
27 —	146	1.743		2.619	106	2.047
3 novembre	153	1.762		2.679	113	2.170

DATES	Jours de vie	I_5	II_5	III_5	Jours de vie	IV_5
		gr.	gr.	gr.		gr.
1904. 10 novembre	160	1.718		2.677	120	2.157
17 —	167	1.831		2.735	127	2.286
24 —	174	1.830		2.780	134	2.420
1er décembre	181	1.876		2.994	141	2.146
8 —	188	»		»	148	»
15 —	195	2.007		3.155	155	2.056
22 —	202	2.062		3.111		
29 —	209	2.135		3.133		
1905. 5 janvier.	216	2.122		3.057		
12 —	223	2.156		3.118		
19 —	230	2.189		3.150		
26 —	237	2.275		3.193		
2 février	244	2.290		3.197		
9 —	251	2.336		3.324		
17 —	259	2.410		3.436		
23 —	265	2.414		3.431		
2 mars.............	272	2.441		3.322		
9 —	279	2.342		3.307		
16 —	286	2.385		3.250		
23 —	293	2.340		3.222		
30 —	300	2.309		3.320		
6 avril	307	2.413		3.266		
13 —	314	2.381		3.210		
20 —	321	2.320		3.188		
27 —	328	2.331		3.185		
4 mai.............	335	2.524		3.292		
11 —	342	2.332		3.268		
18 —	349	2.352		3.297		
25 —	356	2.363		3.200		
1er juin	363	2.500		3.277		
8 —	370	2.462		3.369		
15 —	377	2.445		3.377		
22 —	384	2.360		3.315		
29 —	391	2.357		3.337		
6 juillet............	398	2.279		3.333		
13 —	405	2.363		3.360		
20 —	412	2.425		3.300		
27 —	419	2.345		3.282		
3 août	426	2.425		3.295		
10 —	433	2.172		3.274		
17 —	440	2.187		3.327		
25 —	448	2.212		3.275		
30 —	453	2.176		3.310		
7 septembre	461	2.210		3.324		
14 —	468	2.233		3.305		
21 —	475	2.227		3.270		
30 —	484	2.195		3.220		
5 octobre...........	489	2.180		3.348		
12 —	496	2.182		3.407		
19 —	503	2.243		3.505		
26 —	510			3.642		
2 novembre	517			3.503		

Appendice au Chapitre III

DOSAGE DE L'AZOTE DES EXCRETA SOLUBLES

DATES	Jours de vie	CENTIMÈTRES CUBES D'AZOTE par jour et par kilog.	
		Granivores	Premières Carnivores
1901. 4 avril	254	22 cc 69	43 cc 24
19 —	269	23 06	74 40
10 mai	290	10 41	53 57
8 juin	314	27 90	37 57
1er juillet	342	15 25	31 99
29 —	371	23 43	7 81
12 août	384	13 39	38 31
2 septembre	405	21 95	59 15
16 —	419	20 70	46 50
1er octobre	434	33 48	178 19
19 novembre	483	36 08	66 96

EXCRETA DE LA SECONDE GÉNÉRATION CARNIVORE (1)

DATES	Jours de vie	CENTIMÈTRES CUBES D'AZOTE par jour et par kilog	
		Série α	Série β
1901. 2 septembre	53	58 cc 03	58 cc 03
16 —	67	85 19	85 19
1er octobre	82	58 79	58 79
19 novembre	131	86 30	86 30
18 décembre	160	69 19	78 49
31 —	173	59 89	77 75
1902. 14 janvier	187	52 45	67 33
27 —	200	54 31	70 31
11 février	215	45 38	59 15
25 —	229	52 84	66 22
12 mars	244	55 06	68 82
25 —	257	57 29	51 71
8 avril	271	62 12	55 80
22 —	285	55 43	67 33

(1) Jusqu'au 19 novembre, tous les poulets étaient ensemble et on n'a pas distingué entre leurs excreta.

DATES	Jours de vie	CENTIMÈTRES CUBES D'AZOTE par jour et par kilog	
		Série α	Série β
6 mai	300	62 87	53 20
20 —	314	40 18	38 69
3 juin	328	45 38	52 08
18 —	343	52 08	50 22
1[er] juillet	356	49 10	40 55
16 —	371	42 04	35 34
29 —	384	52 45	43 52
12 août	398	45 01	43 52
23 —	409	68 45	59 89
12 septembre	429	72 54	66 96
30 —	447	76 63	76 63
14 octobre	461	58 20	87 79
30 —	476	47 62	87 79

EXCRETA DE LA TROISIÈME GÉNÉRATION CARNIVORE

DATES	Jours de vie	CENTIMÈTRES CUBES D'AZOTE par jour et par kilog	
		Série α	Série β
1902. 19 novembre	149	63 cc 61	59 cc 36
25 —	155	57 29	60 64
3 décembre	163	79 61	83 70
1903. 2 janvier	193	42 41	58 03
15 —	206	68 82	78 12
29 —	220	66 22	75 89
12 février	234	51 71	71 80
25 —	247	46 50	48 90
13 mars	263	52 46	84 82
27 —	277	49 48	84 07
10 avril	291	57 29	61 01
23 —	304	60 26	55 06
8 mai	319	59 52	72 17
22 —	333	54 31	70 31
5 juin	347	37 20	50 59
19 —	361	55 06	72 17
3 juillet	375	59 52	63 98
16 —	388	57 66	60 26
31 —	403	50 22	39 80
14 août	417	26 41	33 11
28 —	431	59 89	45 38
11 septembre	445	44 27	66 59
25 —	459	50 59	63 24
9 octobre	473	82 21	56 92

EXCRETA DE LA QUATRIÈME GÉNÉRATION CARNIVORE

DATES	Jours de vie (1)	CENTIMÈTRES CUBES D'AZOTE par jour et par kilog.
1903. 29 octobre	128	101 cc 18
13 novembre	143	80 72
27 —	157	127 22
10 décembre	170	82 58
24 —	184	92 26
1904. 7 janvier	198	69 19
21 —	212	67 70
4 février	226	82 96
19 —	241	67 70
10 mars	261	90 40
24 —	274	115 32
7 avril	288	82 21
21 —	302	103 42
5 mai	316	79 24
19 —	330	88 54
3 juin	341	58 40
17 —	355	68 45
30 —	368	71 05
14 juillet	382	56 92
28 —	396	55 80
11 août	410	40 92
25 —	423	69 94
8 septembre	437	56 17
22 —	451	99 70
6 octobre	465	51 71

(1) Les animaux n'étant pas nés le même jour, ces nombres représentent l'âge moyen des animaux vivants au jour de l'expérience. — L'écart maximum est de 5 jours.

EXCRETA DE LA CINQUIÈME GÉNÉRATION CARNIVORE

DATES	Jours de vie	CENTIMÈTRES CUBES D'AZOTE par jour et par kilog.
1904. 27 octobre	146	85 cc 93
11 novembre	161	53 57
25 —	175	75 14
9 décembre	189	82 21
23 —	203	55 43
1905. 6 janvier	217	67 70
20 —	231	64 36
3 février	245	27 53
17 —	259	66 96
3 mars	273	42 04
17 —	287	58 78
1er avril	301	79 98
14 —	315	48 36
28 —	329	42 04
12 mai	343	69 94
26 —	357	75 89
9 juin	371	50 59
23 —	385	34 97
6 juillet	398	81 25
21 —	413	47 99
4 août.............	427	58 40
18 —	441	58 57
1er septembre.......	455	50 22
15 —	469	48 36
29 —	483	50 96
12 octobre	496	60 64

Appendice à divers Chapitres

DONNÉES ANATOMIQUES

MESURES ORGANIQUES DE LA GÉNÉRATION GRANIVORE ET DE LA PREMIÈRE GÉNÉRATION CARNIVORE

Désignation des Animaux	I_0	II_0	III_0	I_1	II_1	III_1
Age en Jours	489	485	488	490	491	492
Sexe..................	Mâle	Femelle	Femelle	Mâle	Femelle	Femelle
Poids le jour de la mort	2.485 g.	1.411 g.	2.246 g.	2.405 g.	1.483 g.	1.790 g.
Sang	85 5	82	73 53	93	64	79
Plumes	167 5	93 2	127	167 5	97 5	110 5
Graisse	203	176 75	92 10	200	36 2	175
Longueur du JABOT...	56 m/m	»	54 m/m	45 m/m	35 m/m	35 m/m
Largeur — ...	55	»	47	39	35	30
Jauge à l'eau — ...	261 cc	»	275 cc	98 cc	46 cc	84 cc
— au mercure — ...	354	»	354	130	112	135
Poids du CŒUR	12 g. 45	5 g. 5	7 g. 3	11 g. 8	8 g. 54	8 g. 8
— du FOIE	33 15	38 2	45 18	33 1	39 65	38 85
— de la RATE......	2 07	1	1 7	2 31	1 76	2 3
Long. (1) de l'INTESTIN	1 780 m/m	1.700 m/m	1.980 m/m	1.560 m/m	1.370 m/m	1.600 m/m
— du PANCRÉAS..	125	116	130	125	112	123
Largeur du PANCRÉAS.	10	9	8	7	8	8
Poids —	4 g. 05	2 g. 95	3 g. 73	2 g. 15	2 g. 69	3 g. 85
Poids de l'ESTOMAC...	59 35	43 5	66 6	27 07	28 35	52 85
— du GÉSIER	54 45	37 26	59 3	21 85	21 15	43 9
Grand axe du GÉSIER.	64 m/m	60 m/m	73 m/m	49 m/m	50 m/m	61 m/m
Petit axe —	48	50	55	44	41	48
Epaisseur —	25	21	38	21	»	19
Longueur d'un CÆCUM.	195	165	200	122	145	130
Poids des 2 TESTICULES	13 g. 75	»	»	13 g. 75	»	»
— de l'OVAIRE	»	24 g. 7	43 g. 7	»	6 g. 93	20 g. 2
Longueur du REIN	78 m/m	62 m/m	70 m/m	70 m/m	78 m/m	78 m/m
Largeur —	12	16	15	14	16	16
Poids des 2 —	11 g. 95	8 g. 65	9 g. 25	11 g. 1	14 g. 75	12 g. 9
— des 2 POUMONS .	8 70	»	6 76	10	»	7 13
SQUELETTE	130 25	67 02	101 60	126 11	66 3	85 3
PONTE	»	6 k. 671	4 k. 049	»	10 k. 195	7 k. 154

(1) Cette longueur est toujours prise au-dessous du Jabot.

MESURES ORGANIQUES DE LA SECONDE GÉNÉRATION CARNIVORE

Désignation des Animaux	I_2	II_2	III_2	IV_2	V_2	VI_2	VII_2	VIII_2
Age en Jours	485	487	146	488	143	479	486	437
Sexe	Mâle	Femelle	Mâle	Femelle	Mâle	Mâle	Femelle	Femelle
Poids le jour de la mort	2.724 g.	1.467 g.	1.709 g.	1.517 g.	1.479 g.	2.837 g.	1.594 g.	1.880 g.
Sang	100	75	64 5	65	62	109	67	»
Plumes	179	123	139 5	127	144	227	132	»
Graisse	195	39 5	0	66	0	170	6 35	20
Longueur du JABOT	37 m/m	34 m/m	31 m/m	43 m/m	35 m/m	40 m/m	50 m/m	55 m/m
Largeur —	40	39	42	40	30	40	44	55
Jauge à l'eau —	65 cc	47 cc	94 cc	61 cc	95 cc	78 cc	76 cc	60 cc
Jauge au mercure du JABOT	136	81	110	107	117	131	112	80
Poids du CŒUR	12 g 05	6 g. 71	10 g. 54	5 g 65	9 g.	14 g. 3	6 g. 61	5 g. 46
— du FOIE	43 89	37 40	45 25	45 15	33 6	50 15	37 30	43 60
— de la RATE	2 74	1 84	3 01	2 4	2 15	2 51	1 91	2 76
Longueur de l'INTESTIN	1.700 m/m	1.600 m/m	1.790 m/m	1.480 m/m	1.700 m/m	1.900 m/m	1.580 m/m	1.275 m/m
— du PANCRÉAS	110	130	117	103	124	105	97	94
Largeur —	7	7	8	7	7	10	10	12
Poids —	3 g. 72	2 g. 2	3 g. 21	2 g. 56	2 g. 6	3 g. 75	3 g. 17	2 g. 31
— de l'ESTOMAC	33 45	30 15	38 9	27 80	40 35	38 30	38	21
— du GÉSIER	26 65	23 5	32 21	22 10	33 9	30 54	30 20	16 85
Grand axe du GÉSIER	54 m/m	50 m/m	58 m/m	50 m/m	58 m/m	54 m/m	53 m/m	50 m/m
Petit axe —	45	37	43	38	43	45	46	42
Épaisseur —	29	29	20	20	20	24	26	16
Longueur du CÆCUM	150	120	140	122	123	130	125	130
Poids des 2 TESTICULES	15 g. 6	»	0 g. 7	»	0 g. 66	12 g. 45	»	»
Poids de l'OVAIRE	»	1 g. 45	»	1 g. 85	»	»	3 g. 66	»
Longueur du REIN	85 m/m	75 m/m	80 m/m	78 m/m	75 m/m	80 m/m	75 m/m	76 m/m
Largeur —	15	15	17	18	13	15	17	15
Poids des 2 REINS	14 g. 42	15 g 02	18 g. 71	20 g. 51	13 g. 74	15 g. 33	15 g. 5	17 g. 70
— des 2 POUMONS	10 77	6 36	9 6	5 70	7 85	14 95	6 75	13 51
SQUELETTE	120	78	70	82	65	130	84	»
PONTE	»	10 k. 529	»	9 k. 965	»	»	10 k. 270	8 k. 112

MESURES ORGANIQUES DE LA TROISIÈME GÉNÉRATION CARNIVORE

Désignation des Animaux	I3	II3	III3	IV3	VIII3
Age en Jours	481	530	517	490	484
Sexe	Mâle	Femelle	Femelle	Mâle	Femelle
Poids le jour de la mort	1.885 g.	1.395 g.	1.437 g.	2.500 g.	1.706 g.
Sang	32	54	51 5	124	84
Plumes	105	108	116 5	133	122
Graisse	0	14 85	29	0	12 67
Longueur du JABOT	50 ‰	38 ‰	34 ‰	60 ‰	37 ‰
Largeur —	52	33	34	48	36
Jauge à l'eau —	88 cc	51 cc	51 cc	85 cc	94 cc
— au mercure —	114	67	65	107	115
Poids du CŒUR	10 g. 32	5 g. 54	5 g. 65	12 g. 80	7 g. 70
— FOIE	56	32 52	39 54	66 40	51 65
— de la RATE	1 49	2 21	2 19	2 83	2 66
Longueur de l'INTESTIN	1.220 ‰	1.480 ‰	1.570 ‰	2.060 ‰	1.770 ‰
— du PANCRÉAS	»	102	120	155	112
Largeur —	»	10	»	14	10
Poids —	»	3 g. 3	2 g. 54	5 g. 33	3 g. 27
— de l'ESTOMAC	24 g.	30 61	33 28	53 54	36 95
— du GÉSIER	18 5	24 58	26 68	41 64	29 94
Grand axe du GÉSIER	49 ‰	50 ‰	50 ‰	55 ‰	54 ‰
Petit axe —	41	40	45	50	42
Epaisseur —	15	26	28	30	30
Longueur d'un CÆCUM	100	122	113	170	126
Poids des 2 TESTICULES	3 g. 94	»	»	4 g. 53	»
— de l'OVAIRE	»	1 g. 32	2 g. 2	»	2 g. 33
Longueur du REIN	90 ‰	70 ‰	72 ‰	92 ‰	82 ‰
Largeur —	15	13	15	20	15
Poids des 2 —	21 g. 72	12 g. 40	13 g. 60	23 g. 38	17 g. 90
— POUMONS	18 86	7 28	6 18	12 15	7 91
SQUELETTE	162	81	77	179	101
PONTE	»	7 k. 616	9 k. 614	»	8 k. 048

MESURES ORGANIQUES DE LA QUATRIÈME GÉNÉRATION CARNIVORE

Désignation des Animaux	I_4	II_4	IV_4	V_4	VII_4
Age en Jours	345	270	148	478	478
Sexe	Mâle	Mâle	Mâle	Femelle	Mâle
Poids le jour de la mort	2.735 g.	2.127 g.	1.592 g.	1.942 g.	3.561 g.
Sang	167	93	54	98	17
Plumes	118	147	117	149	21t
Graisse	0	0	0	35 42	89 56
Longueur du JABOT	43 %	80 %	68 %	50 %	55 %
Largeur —	42	65	63	45	55
Jauge à l'eau —	67 cc	157 cc	183 cc	88 cc	139 cc
Jauge au mercure du JABOT	81	160	140	90	140
Poids du CŒUR	15 g. 59	8 g. 58	9 g. 40	9 g. 42	18 g. 07
— du FOIE	60 30	62 44	59 90	48 17	67 85
— de la RATE	4 60	3 23	1 94	3 14	4 83
Longueur de l'INTESTIN	1.980 %	1.600 %	2.000 %	1.840 %	2.350 %
— du PANCRÉAS	137	135	120	115	167
Largeur —	15	8	12	11	10
Poids —	5 g. 97	3 g. 48	5 g. 34	3 g. 76	5 g. 88
— de l'ESTOMAC	59 15	37 76	43	43 72	52 63
— du GÉSIER	52 07	30 05	36 15	35 79	42 19
Grand axe du GÉSIER	64 %	55 %	58 %	63 %	60 %
Petit axe —	50	45	48	45	45
Epaisseur —	30	»	30	35	30
Longueur d'un CÆCUM	»	»	160	150	180
Poids des 2 TESTICULES	40 g. 75	1 g. 9	0 g. 40	»	16 g. 76
— de l'OVAIRE	»	»	»	1 g. 75	»
Longueur du REIN	85 %	»	92 %	85 %	85 %
Largeur —	15	»	10	23	15
Poids des 2 —	18 g. 75	18 g. 60	18 g. 20	18 g. 62	22 g. 49
— des 2 POUMONS	10 60	8 75	8 03	9 41	26 25
SQUELETTE	180	185	93 5	107	206
PONTE	»	»	»	8 k. 432	»

MESURES ORGANIQUES DE LA CINQUIÈME GÉNÉRATION CARNIVORE

Désignation des Animaux	I5	II5	III5	IV5 (1)
Age en Jours	505	136	519	196
Sexe	Femelle	Mâle	Mâle	Mâle
Poids le jour de la mort	2.190 g.	1.059 g.	3.416 g.	1.965 g.
Sang	100	42	165	85
Plumes	116	51	231	136
Graisse	125	0	183	0
Longueur du JABOT	42 %	43 %	55 %	55 %
Largeur —	45	43	45	50
Jauge à l'eau —	90 cc	81 cc	191 cc	95 cc
Jauge au mercure du JABOT	90	86	210	109
Poids du CŒUR	9 g. 14	7 g. 38	15 g. 87	14 g. 10
— du FOIE	49 70	32 24	53 80	140 10
— de la RATE	3	0 67	3 01	6 39
Longueur de l'INTESTIN	1.910 %	1.310 %	1.920 %	2.450 %
— du PANCRÉAS	125	90	118	160
Largeur —	15	10	10	15
Poids —	4 g. 33	2 g. 35	4 g. 2	5 g. 80
— de l'ESTOMAC	46 41	34 60	65 80	55 68
— du GÉSIER	37 40	29 17	56 65	45 04
Grand axe du GÉSIER	58 %	52 %	75 %	55 %
Petit axe —	45	45	52	50
Epaisseur —	26	28	32	»
Longueur d'un CÆCUM	145	125	170	205
Poids des 2 TESTICULES	»	0 g. 21	8 g. 25	0 g. 53
— de l'OVAIRE	2 g. 28	»	»	»
Longueur du REIN	80 %	»	85 %	100 %
Largeur —	15	»	15	25
Poids des 2 —	15 g. 80	10 g. 68	17 g. 77	35 g. 48
— des 2 POUMONS	7 74	7 86	18 65	12 94
SQUELETTE	119	53	177	132
PONTE	6 k. 101	»	»	»

(1) Cet animal est mort d'hypertrophie du foie avec dégénérescence graisseuse. Le développement de tous ses organes digestifs et de ses reins est extraordinaire.

RAPPORTS ORGANIQUES A 100 GR. DE POIDS TOTAL DANS LA GÉNÉRATION GRANIVORE ET LA PREMIÈRE GÉNÉRATION CARNIVORE

ORGANES	I_0	II_0	III_0	I_1	II_1	III_1
Poids avant la mue....	2.544 gr.	1.354 gr.	1.917 gr.	2.458 gr.	1.907 gr	1.959 gr.
Sang..................	3, 36	6, 05	3, 83	3, 78	3, 35	4, 03
Jabot jaugé à l'eau.....	10, 26	»	14, 34	3. 99	2, 41	4, 28
— jaugé au mercure	13, 91	»	18, 46	5, 29	5, 87	6, 89
Cœur..................	0, 49	0, 40	0, 38	0, 48	0, 45	0, 45
Foie..................	1, 30	2, 82	2, 85	1, 34	2, 08	1, 98
Rate..................	0, 08	0, 07	0, 09	0, 09	0, 09	0, 12
Long. intestin.........	69, 97	125,55	103,03	63, 46	71, 84	81, 67
Pancréas..............	0, 16	0, 21	0, 19	0, 09	0, 14	0, 19
Gésier................	2, 14	2, 75	3, 09	0, 89	1, 11	2, 24
Cæcum	7, 66	12, 18	10, 43	4, 96	7, 60	6, 63
2 Reins..............	0, 47	0, 63	0, 48	0, 45	0, 77	0, 66
2 Poumons............	0, 34	»	0, 35	0, 40	»	0, 36

RAPPORTS ORGANIQUES A 100 GR. DE POIDS TOTAL DANS LA SECONDE GÉNÉRATION CARNIVORE

ORGANES	I_2	II_2	IV_2	VI_2	VII_2	VIII_2 (1)
Poids avant la mue	2.800 gr.	1.912 gr.	2.014 gr.	2.905 gr.	1.905 gr.	1.410 gr.
Sang	3, 57	3, 92	3, 22	3, 75	3, 51	»
Jabot jaugé à l'eau	2, 32	2, 45	3, 02	2, 68	3, 99	»
— jaugé au mercure	4, 85	4, 23	5, 31	4, 51	5, 87	»
Cœur.................	0, 43	0, 35	0, 28	0, 49	0, 35	0, 39
Foie..................	1, 57	1, 95	2, 24	1, 72	1, 95	3, 09
Rate..................	0, 09	0, 09	0, 12	0, 08	0, 10	0, 19
Long. intestin	60, 71	83, 68	73, 48	65, 40	80, 31	90, 42
Pancréas..............	0, 13	0, 11	0, 13	0, 13	0, 16	0, 16
Gésier	0, 91	1, 23	1, 09	1, 05	1, 58	1, 19
Cæcum................	5, 36	6, 27	6, 08	4, 47	6, 32	9, 22
2 Reins	0, 51	0, 78	1, 02	0, 53	0, 81	1, 25
2 Poumons............	0, 38	0, 33	0, 28	0, 51	0, 35	0, 95

(1) Poule malade morte d'une tumeur de l'oviducte.

RAPPORTS ORGANIQUES A 100 GR. DE POIDS TOTAL DANS LA TROISIÈME GÉNÉRATION CARNIVORE

ORGANES	I_3	II_3	III_3	IV_3	VIII_3
Poids avant la mue	2.700 gr.	1.900 gr.	1.860 gr.	3.100 gr.	2.243 gr.
Sang	»	2, 84	2, 76	4	3, 74
Jabot jaugé à l'eau	3, 26	2, 68	2, 74	2, 74	4, 19
— jaugé au mercure	4, 22	3, 52	3, 49	3, 45	5, 12
Cœur	0, 38	0, 29	0, 30	0, 41	0, 34
Foie	2, 07	1, 71	2, 12	2, 14	2, 30
Rate	0, 05	0, 11	0, 11	0, 09	0. 11
Long. intestin	45, 18	77, 89	84, 40	66, 45	78, 91
Pancréas	»	0, 17	0, 13	0, 17	0, 14
Gésier	0, 68	1, 29	1, 43	1, 34	1, 33
Cæcum	3, 70	6, 44	6, 07	5, 48	5, 61
2 Reins	0, 80	0, 65	0, 73	0, 75	0, 79
2 Poumons	0, 69	0, 38	0, 33	0, 39	0, 35

RAPPORTS ORGANIQUES A 100 GR. DE POIDS TOTAL DANS LES QUATRIÈME ET CINQUIÈME GÉNÉRATIONS CARNIVORES.

ORGANES	I_4	II_4	V_4	VII_4	I_5	III_5
Poids avant la mue	2.735 gr.	2.127 gr.	2.465 gr.	3.650 gr.	2.425 gr	3.650 gr.
Sang	6, 10	4, 35	3, 97	4, 65	4, 12	4, 52
Jabot jaugé à l'eau	2, 45	7, 38	3, 57	3, 81	3, 71	5, 23
— jaugé au mercure	2, 96	7, 52	3, 65	3, 83	3, 71	5, 75
Cœur	0. 57	0, 40	0, 38	0, 49	0, 38	0, 43
Rate	2, 20	2, 93	1, 95	1, 86	2, 05	1, 46
Foie	0, 17	0, 16	0, 12	0, 13	0. 12	0, 08
Long. intestin	70, 56	75, 22	74, 64	64, 38	78, 76	52, 60
Pancréas	0, 21	0, 16	0, 15	0, 16	0, 18	0, 32
Gésier	1, 90	1, 41	1, 45	1, 15	1, 54	1, 55
Cæcum	«	»	6, 08	4, 93	5, 98	4, 65
2 Reins	0, 68	0, 87	0, 75	0, 61	0, 65	0, 48
2 Poumons	0, 38	0, 69	0, 31	0, 71	0, 32	0, 51

RAPPORTS ORGANIQUES A 100 GR. DE POIDS ACTIF
DANS LA GÉNÉRATION GRANIVORE ET LA PREMIÈRE CARNIVORE

ORGANES	I_0	II_0	III_0	I_1	II_1	III_1
Poids actif	1.984 gr.	1.074 gr.	1.925 gr.	1.935 gr	1.283 gr.	1.412 gr.
Sang	4, 31	7, 63	3, 82	4, 80	4, 98	5, 59
Jabot jaugé à l'eau	13, 15	»	14, 28	5, 06	3, 58	3, 26
— jaugé au mercure	17, 84	»	18, 39	6, 71	8, 73	7, 93
Cœur	0, 62	0, 51	0, 38	0, 61	0, 66	0, 62
Foie	1, 67	3, 55	2, 34	1, 71	3, 09	2, 75
Rate	0, 10	0, 09	0, 08	0, 12	0, 13	0, 16
Long. intestin	89, 71	158, 28	102, 85	80, 62	106, 78	113, 31
Pancréas	0, 20	0, 27	0, 19	0, 11	0, 21	0, 27
Gésier	2, 74	3, 47	3, 08	1, 13	1, 64	3, 10
Cæcum	9, 83	15, 36	10, 39	6, 30	11, 30	9, 20
2 Reins	0, 60	0, 80	0, 48	0, 57	1, 15	0, 91
2 Poumons	0, 44	»	0, 35	0, 51	»	0, 50

RAPPORTS ORGANIQUES A 100 GR. DE POIDS ACTIF
DANS LA SECONDE GÉNÉRATION CARNIVORE

ORGANES	I_2	II_2	IV_2	VI_2	VII_2	VIII_2
Poids actif	2.230 gr.	1.226 gr.	1.233 gr.	2.280 gr.	1.356 gr.	1.250 gr
Sang	4, 48	6, 11	5, 27	4, 78	4, 94	»
Jabot jaugé à l'eau	2, 91	3, 83	4, 94	3, 44	5, 60	»
— jaugé au mercure	6, 10	6, 60	8, 67	5, 74	8, 26	»
Cœur	0, 54	0, 54	0, 46	0, 62	0, 49	0, 43
Foie	1, 96	3, 05	3, 66	2, 20	2, 75	3, 48
Rate	0, 12	0, 15	0, 19	0, 11	0, 14	0, 22
Long. intestin	76, 23	130, 50	120, 03	83, 33	112, 83	102
Pancréas	0, 16	0, 18	0, 20	0, 16	0, 23	0, 18
Gésier	1, 19	1, 91	1, 79	1, 34	2, 22	1, 34
Cæcum	6, 72	9, 78	9, 93	5, 70	9, 22	10, 40
2 Reins	0, 64	1, 22	1, 66	0, 67	1, 14	1, 41
2 Poumons	0, 48	0, 52	0 46	0, 65	0, 50	»

RAPPORTS ORGANIQUES A 100 GR. DE POIDS ACTIF DANS LA TROISIÈME GÉNÉRATION CARNIVORE

ORGANES	I_3	II_3	III_3	IV_3	VIII_3
Poids actif	1.618 gr.	1.191 gr.	1.214 gr.	2.188 gr.	1.483 gr.
Sang	»	4, 53	4, 24	5, 66	5, 66
Jabot jaugé à l'eau	5, 43	4, 28	4, 20	3, 88	6, 33
— jaugé au mercure	7, 04	5, 62	5, 35	4, 89	7, 80
Cœur	0, 63	0, 46	0, 46	0, 58	0, 5
Foie	3, 46	2, 73	3, 25	3, 03	3, 48
Rate	0, 09	0, 18	0, 18	0, 12	0, 17
Long. intestin	75, 40	124, 26	129, 32	94, 15	119, 35
Pancréas	»	0, 27	0, 21	0, 24	0, 22
Gésier	1, 14	2, 06	2, 19	1, 90	2, 01
Cæcum	6, 18	10, 28	9, 30	7, 77	8, 49
2 Reins	1, 34	1, 04	1, 12	1, 06	1, 20
2 Poumons	1, 16	0, 61	0, 51	0, 55	0, 53

RAPPORTS ORGANIQUES A 100 GR. DE POIDS ACTIF DANS LES QUATRIÈME ET CINQUIÈME GÉNÉRATIONS CARNIVORES

ORGANES	I_4	II_4	V_4	VII_4	I_5	III_5
Poids actif	2.437 gr.	1.795 gr.	1.651 gr.	3048 gr.	1.839 gr.	2.819 gr.
Sang	6,85	5, 17	5, 99	5, 58	5, 43	5, 85
Jabot jaugé à l'eau	2, 75	8, 74	5, 33	4, 56	4, 89	6, 77
— jaugé au mercure	3, 32	8, 91	5, 45	4, 59	4, 89	7, 44
Cœur	0, 64	0, 47	0, 57	0, 59	0, 49	0, 56
Foie	2, 47	3, 48	2, 91	2, 22	2, 70	1, 89
Rate	0, 19	0, 18	0, 19	0, 15	0, 16	0. 10
Long. intestin	79, 19	89, 13	111, 44	77, 10	103, 86	68, 10
Pancréas	0, 24	0, 19	0, 22	0, 19	0, 23	0 15
Gésier	2, 13	1, 70	2, 16	1, 38	2, 03	2, 01
Cæcum	»	»	9, 08	5, 90	7, 88	6. 03
2 Reins	0, 77	1, 03	1, 12	0, 73	0, 86	0, 63
2 Poumons	0, 43	0, 48	0, 57	0, 86	0, 42	0, 66

Appendice aux Chapitres VI et VII

DATES ET POIDS DES ŒUFS DANS LA GÉNÉRATION GRANIVORE ET LA PREMIÈRE CARNIVORE (1)

DATES	Jours de vie	IIo	IIIo	II1	III1	DATES	Jours de vie	IIo	IIIo	II1	III1
		gr.	gr.	gr.	gr.			gr.	gr.	gr.	gr
1901						7 mars......	226			57	54, 7
24 janvier......	184	44				8 —	227	52			
25 —	185	47				9 —	228	50		56, 4	56, 2
26 —	186					10 —	229				
27 —	187					11 —	230	53, 5		54, 2	56, 1
28 —	188	44				12 —	231				53
29 —	189					13 —	232	55, 3			
30 —	190	46, 5				14 —	233	51			47, 5
31 —	191	46				15 —	234			51	
1er février	192					16 —	235	55, 9			51
2 —	193	46				17 —	236	52, 5		51	
3 —	194					18 —	237			53, 3	
4 —	195	47				19 —	238	54, 8		76	
5 —	196					20 —	239	52, 1			48
6 —	197	46, 5				21 —	240				
7 —	198					22 —	241				54
8 —	199	47				23 —	242	53, 3			
9 —	200					24 —	243	53, 8		51, 5	54, 5
10 —	201					25 —	244			54, 8	
11 —	202	48, 7			49	26 —	245	55, 7			57
12 —	203	49			50	27 —	246	54, 4			
13 —	204					28 —	247		59, 5		53
14 —	205	49, 4				29 —	248	55, 5		58, 8	
15 —	206	49			54, 5	30 —	249	52, 6		57	57
16 —	207				50	31 —	250			56, 5	57, 5
17 —	208					1er avril.......	251	56, 8	58, 5	57	
18 —	209	50, 8				2 —	252	53			
19 —	210					3 —	253			58, 5	
20 —	211					4 —	254	54		55, 5	58, 5
21 —	212	51, 3			mou	5 —	255	56			52, 7
22 —	213					6 —	256		60, 5	59, 9	
23 —	214	51, 8			mou	7 —	257	55, 7	59, 5	54	55
24 —	215	49, 9				8 —	258	54		57, 3	
25 —	216				52, 5	9 —	259	56, 2		57	
26 —	217	51, 5				10 —	260	54, 9	58, 2	57, 5	58, 7
27 —	218			50, 5		11 —	261		60, 5		
28 —	219			50, 7	53, 7	12 —	262	57, 1	61, 4	60	54, 8
1er mars	220	51, 7		50, 9		13 —	263	56, 2		62, 2	
2 —	221				52, 4	14 —	264	53, 8	51, 5	55, 2	
3 —	222	52, 2		51, 9		15 —	265			57, 5	
4 —	223			52	51, 9	16 —	266	57, 5	58, 5	59, 5	56
5 —	224	55, 1				17 —	267	54	60, 5		
6 —	225	49, 9		56	54	18 —	268			60, 5	

(1) Dans tous les tableaux suivants, le signe × représente un œuf mangé, l'indication mou s'applique à un œuf sans coquille.

DATES	Jours de vie	II_0	III_0	II_1	III_1
		gr.	gr.	gr.	gr.
19 avril	269	57, 5	57, 5	58	50, 5
20 —	270		59	57, 9	
21 —	271	53		57	
22 —	272	56		58	
23 —	273	54, 5	58, 5	59, 8	80, 5
24 —	274			58, 5	
25 —	275	58	57, 3	57	55
26 —	276	53, 2	59, 5	57, 2	
27 —	277		57, 5	56, 2	55
28 —	278		61	58, 8	
29 —	279	55			61, 3
30 —	280	55	57, 5	91, 4	55
1er mai	281	53		57	
2 —	282		56, 8	57	89
3 —	283	54, 2		56, 2	57, 5
4 —	284			56	
5 —	285	52, 5	57, 5		56
6 —	286	55, 3			58
7 —	287	53, 5	53, 5	57	
8 —	288	52		56, 5	58
9 —	289		56, 5		43
10 —	290	56, 5		59, 5	
11 —	291	53, 5	58, 5	55, 5	56, 7
12 —	292	55, 5		55, 5	57, [illegible]
13 —	293		58, 5	55, 5	57, 2
14 —	294	52, 5		56, 5	40
15 —	295		61, 5	58, 5	
16 —	296	56, 5	58		88
17 —	297	54, 5		59, 5	56
18 —	298		57, 5	58, 5	
19 —	299	56, 5		56, 5	59
20 —	300	54, 5	61	58, 5	58, 5
21 —	301				58
22 —	302	56	60	61, 2	55
23 —	303	53, 3		59	53, 5
24 —	304	52, 5	60	57	
25 —	305		57, 5	57	
26 —	306	57		54, 5	
27 —	307	53, 5	61		61
28 —	308			60, 3	54, 5
29 —	309	57	64		57, 5
30 —	310	55	61, 5	56, 5	55, 2
31 —	311	54		57	
1er juin	312		61	60	
2 —	313	56	57	61	63
3 —	314	51, 2		58, 8	
4 —	315	50	61	56, 8	64, 8
5 —	316		60, 5	55, 8	56
6 —	317	56, 8			58, 5
7 —	318	53	61, 5	60	
8 —	319	50	60, 5		62
9 —	320		57, 5	61, 8	62, 3

DATES	Jours de vie	II_0	III_0	II_1	III
		gr.	gr.	gr.	gr.
10 juin	321	52		58, 4	
11 —	322	49	61	56, 5	
12 —	323		59	59, 2	60, 2
13 —	324	53, 2		57, 7	91, 5
14 —	325	50, 2	62	58, 5	
15 —	326		58		57, 8
16 —	327	50, 5		62, 5	60, 3
17 —	328		57, 7	59, 2	
18 —	329	50, 7		58	63, 2
19 —	330			58, 3	58, 2
20 —	331	50, 7		58, 8	58, 4
21 —	332			56, 5	56, 2
22 —	333	50		55	
23 —	334			58, 5	62, 5
24 —	335	50, 5			
25 —	336			60	63, 5
26 —	337	54		57	
27 —	338	49, 3		57, 3	
28 —	339			56, 5	
29 —	340	51			64
30 —	341	50, 5		58, 5	
1er juillet	342			53, 8	
2 —	343	53, 5		56	61
3 —	344			57, 7	
4 —	345	54		58, 3	61, 3
5 —	346				56, 5
6 —	347	54, 3		61, 3	
7 —	348			60, 7	62
8 —	349	55	Incubation	53, 8	61, 3
9 —	350	50		52	
10 —	351				64, 5
11 —	352	51		56, 5	63, 5
12 —	353			56, 5	59, 8
13 —	354	53, 3		56, 5	
14 —	355			56, 3	60
15 —	356	52		52, 2	58
16 —	357			57, 7	57
17 —	358	52			
18 —	359			60	60, 5
19 —	360	51, 5			58, 5
20 —	361	47		58	
21 —	362			57	60, 5
22 —	363	46		55	58, 5
23 —	364				
24 —	365			60	
25 —	366				
26 —	367			58, 5	64
27 —	368			56	
28 —	369			57, 5	52
29 —	370				56, 3
30 —	371			60	57, 5
31 —	372			58, 3	

DATES	Jours de vie	II_0	III_0	II_1	III_1
		gr.	gr.	gr.	gr.
1er août	373			56, 5	62
2 —	374			58, 7	63
3 —	375			58	
4 —	376	48			65
5 —	377			62	
6 —	378	50, 3		60	64, 5
7 —	379	49, 3		57, 3	
8 —	380			58, 2	64, 8
9 —	381	50		56, 8	60
10 —	382			61	60
11 —	383				
12 —	384			59	60
13 —	385			57, 8	
14 —	386			58, 7	62
15 —	387			56, 8	60, 8
16 —	388			62, 5	
17 —	389			58, 3	64
18 —	390			56, 3	66, 5
19 —	391			56, 3	59
20 —	392			57, 5	
21 —	393			57, 5	
22 —	394			59	
23 —	395			58	65
24 —	396			56. 5	
25 —	397			55, 8	62, 5
26 —	398				64, 5
27 —	399			60	
28 —	400	49, 5		57	
29 —	401		67, 5	57	
30 —	402	50, 5			63
31 —	403		66	58	
1er septembre	404	52, 3	64		
2 —	405				61, 3
3 —	406	55	63	59, 5	60, 5
4 —	407		64, 5	60	
5 —	408	50, 5		59, 5	63, 8
6 —	409		64		60, 5
7 —	410	51		63, 8	
8 —	411		63	60	65
9 —	412			59	
10 —	413			58	
11 —	414		64		
12 —	415			61	
13 —	416		59	58, 5	
14 —	417			58	
15 —	418			60, 3	
16 —	419			57	
17 —	420			58, 5	

DATES	Jours de vie	II_0	III_0	II_1	III_1
		gr.	gr.	gr.	gr.
18 septembre	421				
19 —	422		65, 8	60	
20 —	423			60	
21 —	424			56	
22 —	425		64		
23 —	426		62, 7		
24 —	427	53	66		
25 —	428		55. 5	58, 5	
26 —	429				
27 —	430				
28 —	431	54	63, 5	58	
29 —	432			54, 5	
30 —	433	56, 5	65, 5		
1er octobre	434			55, ℞	
2 —	435			58	
3 —	436	54, 3	65, 5		
4 —	437			59	
5 —	438		62, 5	58, 5	
6 —	439	54, 7		60, 2	
7 —	440		60		6
8 —	441			57, 8	
9 —	442				61, 7
10 —	443			58	
11 —	444			58	
12 —	445			58	67, 3
13 —	446				65, 5
14 —	447			61	
15 —	448			61, 5	66, 5
16 —	449			58, 8	
17 —	450			61, 5	
18 —	451				
19 —	452				68
20 —	453				
21 —	454				
22 —	455			59, 5	
23 —	456				
24 —	457				
25 —	458				
26 —	459				
27 —	460		56		
28 —	461				
29 —	462	60, 3			
30 —	463				
1er novembre	464				
2 —	465				
3 —	466				
4 —	467				
5 —	468		64		

RÉSUM

II_0. — 127 œufs = 6 k. 671 II_1. — 176 œufs = 10 k. 195

III_0. — 67 œufs = 4 k. 049 III_1. — 121 œufs = 7 k. 154

DATES ET POIDS DES ŒUFS DE LA SECONDE GÉNÉRATION CARNIVORE

DATES	Jours de vie	II₂	IV₂	VII₂	VIII₂	DATES	Jours de vie	II₂	IV₂	VII₂	VIII₂
		gr.	gr.	gr.	gr.			gr.	gr	gr.	gr.
1902						16 mars	248		55	×	
28 janvier	201			52		17 —	249		60, 5		
29 —	202					18 —	250		56, 5	57	63, 7
30 —	203			54, 5		19 —	251	58			57, 5
31 —	204					20 —	252				
1er février	205			57		21 —	253	60	53	62	
2 —	206	50, 5				22 —	254	57, 8			54, 5
3 —	207					23 —	255	57			60
4 —	208	51, 8				24 —	256	58	58	57	×
5 —	209					25 —	257			62	
6 —	210		49			26 —	258	60		55, 8	63
7 —	211					27 —	259			×	×
8 —	212					28 —	260	61, 3	56		×
9 —	213					29 —	261		58	58, 5	
10 —	214					30 —	262	60	61		60, 7
11 —	215				53, 7	31 —	263	58, 3	59		×
12 —	216					1er avril	264	57		58, 5	
13 —	217		52, 8			2 —	265	57	61	58, 7	×
14 —	218			50, 7		3 —	266	57, 5	60, 5	59	
15 —	219	57		50, 5		4 —	267	60		×	60, 3
16 —	220				56	5 —	268	64	59, 3		×
17 —	221		56	56, 8		6 —	269	58, 5	62	59	62
18 —	222		53			7 —	270		59	56	
19 —	223					8 —	271	58	65	56	62
20 —	224					9 —	272	58	62	55, 5	65, 3
21 —	225					10 —	273		59	×	62, 5
22 —	226					11 —	274	64, 8	57, 5	55, 5	×
23 —	227		52, 3			12 —	275	64	60, 7	×	
24 —	228				57	13 —	276	63, 3			×
25 —	229					14 —	277		62	60	×
26 —	230			55		15 —	278	64	62, 7	60	65, 5
27 —	231		60, 8			16 —	279	64	60, 5	60, 3	×
28 —	232		57, 5	54, 7		17 —	280	63, 3	60, 5		×
1er mars	233		58, 5		57	18 —	281		59, 8	57, 7	
2 —	234				61, 3	19 —	282	67, 5	59	59, 8	×
3 —	235					20 —	283	67	59	58	64, 7
4 —	236	52				21 —	284		60	×	×
5 —	237	52, 5	54	58		22 —	285	68, 3	59		63
6 —	238			56, 7		23 —	286	66	59	59, 8	×
7 —	239	53, 8				24 —	287		57, 5	59, 8	
8 —	240		55, 5	58		25 —	288	67	58	mou	62, 8
9 —	241	56, 7		59	59, 7	26 —	289	67	57, 3		65, 5
10 —	242		55	55	59, 3	27 —	290	62, 5	58	58, 3	63, 7
11 —	243	59, 5				28 —	291		57	61, 7	63
12 —	244	56, 3	59, 5	×	58, 5	29 —	292	67, 7	58	57, 3	
13 —	245	56, 5				30 —	293	65, 5	58, 5	56	67, 5
14 —	246		58, 7	56	88	1er mai	294	64	59		×
15 —	247	68, 5	60, 5	57	62	2 —	295		59	60	61

DATES	Jours de vie	II_2	IV_2	VII_2	VIII_2	DATES	Jours de vie	II_2	IV_2	VII_2	VIII_2
		gr.	gr.	gr.	gr.			gr.	gr.	gr.	gr.
3 mai	296	66	58	60, 5	64, 3	24 juin	348	64, 5		59	
4 —	297	65	59	60		25 —	349		59	55, 8	
5 —	298	62, 3	57	57, 8	65	26 —	350	×		57	
6 —	299		58	58, 3		27 —	351	67	64, 5	59	
7 —	300	66, 8	57, 8	57	×	28 —	352	63, 5	64		
8 —	301	66	57, 8			29 —	353		81	62, 5	
9 —	302					30 —	354		61	59	
10 —	303		62, 7	60, 7	62	1er juillet......	355	66, 5	59, 5	56	
11 —	304	65, 5	62, 7		64	2 —	356		61		
12 —	305	66, 7	60	60		3 —	357	63, 5	61	62	
13 —	306			56		4 —	358			57	
14 —	307			×		5 —	359	65	62		
15 —	308	×	62	57		6 —	360		61, 7		
16 —	309	×	×			7 —	361	×	59	60	
17 —	310		×			8 —	362	65	58, 5		
18 —	311			60		9 —	363	65, 7	56, 5	61	
19 —	312	×	×	60		10 —	364	65, 5	59	56	
20 —	313	×		60, 7		11 —	365	65, 7		57	
21 —	314		×	59		12 —	366			52. 5	
22 —	315		×	58		13 —	367	68		57	
23 —	316	×	×	59, 3		14 —	368	71, 5		60	
24 —	317	68, 8	62, 3	57, 7		15 —	369	67, 5		56	
25 —	318	65	62, 5			16 —	370	65, 5			
26 —	319		60	64, 3		17 —	371			66	
27 —	320	68, 7	60, 7	62, 8		18 —	372	68		57, 7	
28 —	321	67		59, 3		19 —	373	64, 7		58, 3	
29 —	322	67	64	57		20 —	374	64, 5		57, 3	
30 —	323	69, 5	×			21 —	375	63		55, 7	
31 —	324		63			22 —	376				
1er juin.......	325	69	62	62		23 —	377	63, 7	57, 5	60	
2 —	326	67, 8	57	62		24 —	378	62, 5	60	54	
3 —	327	66, 5	58, 5	54		25 —	379	61, 5	60, 5		
4 —	328		61, 3	54		26 —	380		60, 3	62, 3	
5 —	329	70	60	56		27 —	381	67, 5	63	56, 5	
6 —	330	69, 5		58		28 —	382		64, 3		
7 —	331	66, 8	62, 5			29 —	383			63	
8 —	332		58, 5	63, 5		30 —	384	×		62, 5	
9 —	333	69	60, 5	59		31 —	385	62, 3		57, 3	
10 —	334	68		59, 3		1er août.......	386			56	
11 —	335	66, 8	59			2 —	387	62	61		
12 —	336	66	59, 8	59, 8		3 —	388	63, 7	63	60	
13 --	337	67, 8	60	64		4 —	389	64	62	57, 5	
14 —	338			60, 7		5 —	390		62		
15 —	339	×	62, 5	62, 5		6 —	391	70	63	68	
16 —	340	67	61	61		7 —	392	69, 5	62	55	
17 —	341	66, 8	60	56, 3		8 —	393	64, 7	60		
18 —	342		60	56, 8		9 —	394	64	61	62	
19 —	343	69, 3	60, 8			10 —	395			56	
20 —	344	67, 8	58, 5	61, 5		11 —	396	68, 5	65, 5		
21 —	345	64, 5	57, 5	57		12 —	397	69, 5		×	
22 —	346		57, 3			13 —	398	64, 3	63, 3	64, 7	
23 —	347	64, 3		59, 5		14 —	399			59, 5	

DATES	Jours de vie	II_2	IV_2	VII_2	VIII_2	DATES	Jours de vie	II_2	IV_2	VII_2	VIII_2
		gr.	gr.	gr.	gr.			gr.	gr.	gr.	gr.
15 août	400	64	66, 5	57, 7		17 septembre ..	433	64, 5	63		
16 — ..	401	65, 7	62	58, 3		18 — ..	434	67	60, 5		
17 — ..	402		63			19 — ..	435			63	
18 — ..	403	66, 8	66, 3	62		20 — ..	436	72, 5	×	61	
19 — ..	404	61	65, 8	60, 5		21 — ..	437	68	67	60	
20 — ..	405		62	57		22 — ..	438	65	64	56	
21 — ..	406	67, 5	62, 5			23 — ..	439	68			
22 — ..	407	65		61, 5		24 — ..	440		64	62, 3	
23 — ..	408	65				25 — ..	441	68	62, 5	61	
24 — ..	409		64	62		26 — ..	442		61	58	
25 — ..	410	×	62			27 — ..	443	67, 8			
26 — ..	411	65	63	64		28 — ..	444			60	
27 — ..	412	67		55		29 — ..	445	71	66, 7		
28 — ..	413		62	57		30 — ..	446	66	64		
29 — ..	414	66	64	60		1er octobre ...	447			66	
30 — ..	415	64	64	55		2 — ..	448	67, 7	65, 7	57	
31 — ..	416	63		57		3 — ..	449	69, 5	64		
1er septembre..	417		62	59		4 — ..	450			62	
2 — ..	418	67	54			5 — ..	451	69		60	
3 — ..	419	60	65	62		6 — ..	452	67, 7	67		
4 — ..	420	62	65	60		7 — ..	453			63, 7	
5 — ..	421		65	60		8 — ..	454	73	66	58	
6 — ..	422	70		60		9 —	455	68			
7 — ..	423	68				10 — ..	456		68	62, 7	
8 — ..	424		62	60		11 — ..	457	65, 7		62	
9 — ..	425	68		58		12 — ..	458	66, 8			
10 — ..	426	67	67			13 — ..	459	66, 5		67	
11 — ..	427		66, 8	59, 3		14 — ..	460			62, 3	
12 — ..	428	69	65, 5	59		15 — ..	461	69			
13 — ..	429	65, 5	60			16 — ..	462	67		65	
14 — ..	430	67	61	64		17 — ..	463				
15 — ..	431			64		18 — ..	464	69		68	
16 — ..	432	65, 7	66	55		19 — ..	465	66			

RÉSUMÉ

II_2 — Œufs pesés.... 153 = 9 k. 896 }
Œufs mangés.. 10 = 0 k. 634 } 10 k. 530.

IV_2 — Œufs pesés.... 156 = 9 k. 479 }
Œufs mangés.. 8 = 0 k. 486 } 9 k. 965.

VII_2 — Œufs pesés.... 164 = 9 k. 680 }
Œufs mangés.. 10 = 0 k. 590 } 10 k. 270.

VIII_2 — Œufs pesés.... 34 = 2 k. 116 }
Œufs mangés.. 16 = 0 k. 996 } 3 k. 112 (ponte arrêtée, tumeur de l'oviducte)

DATES ET POIDS DES ŒUFS DE LA TROISIÈME GÉNÉRATION CARNIVORE

DATES	Jours de vie	IIs	IIIs	VIIIs	DATES	Jours de vie	IIs	IIIs	VIIIs
		gr.	gr.	gr.			gr.	gr.	gr.
1902					7 février	229			
21 décembre ...	181			64	8 —	230			
22 —	182				9 —	231			
23 —	183				10 —	232			
24 —	184				11 —	233			
25 —	185			42	12 —	234			
26 —	186				13 —	235			
27 —	187			64	14 —	236			
28 —	188				15 —	237			
29 —	189			64	16 —	238			
30 —	190				17 —	239			
31 —	191				18 —	240		57	
1er janvier 1903	192				19 —	241			
2 —	193				20 —	242	49, 5	56	
3 —	194				21 —	243			
4 —	195			68, 3	22 —	244			
5 —	196				23 —	245	51		
6 —	197				24 —	246	52		
7 —	198				25 —	247	52, 7		
8 —	199			44, 5	26 —	248			
9 —	200				27 —	249			
10 —	201		48, 3	46	28 —	250	58	56	
11 —	202		50, 5	44, 7	1er mars.......	251	53, 5	59	
12 —	203			48	2 —	252	55, 7		
13 —	204		51		3 —	253			
14 —	205			47	4 —	254	54	60, 7	
15 —	206				5 —	255	52		
16 —	207			47	6 —	256	51, 7	64	
17 —	208				7 —	257			
18 —	209		53, 7	45, 3	8 —	258	54	61	
19 —	210				9 —	259	53, 3		
20 —	211			50, 5	10 —	260	54		
21 —	212				11 —	261	58		
22 —	213			46,7	12 —	262			
23 —	214				13 —	263	55, 5		
24 —	215			47, 7	14 —	264	55		
25 —	216				15 —	265	54		50
26 —	217			73	16 —	266	53		51
27 —	218				17 —	267	54		52, 5
28 —	219				18 —	268	52, 7		
29 —	220				19 —	269	51, 5		
30 —	221				20 —	270	51, 3		54, 7
31 —	222				21 —	271	50		55
1er février.....	223				22 —	272	51		56, 5
2 —	224				23 —	273			
3 —	225				24 —	274	54		54, 7
4 —	226				25 —	275	52		57, 5
5 —	227				26 —	276	50		83, 5
6 —	228				27 —	277	49, 5		55

DATES	Jours de vie	II_3	III_3	VIII_3
		gr.	gr.	gr.
28 mars	278	51, 5		54, 5
29 —	279		59	55
30 —	280		58	53
31 —	281	55, 5	60, 3	60, 5
1er avril	282	55		57, 5
2 —	283	54, 5	61	51, 5
3 —	284	54, 5	63	
4 —	285	54, 5	64	79
5 —	286	55, 3		52, 5
6 —	287	44, 7	66	
7 —	288	52, 5	65	58, 5
8 —	289	54, 5	63, 7	58, 5
9 —	290	51	63, 5	60, 7
10 —	291	51, 3		
11 —	292		65	
12 —	293	54	63	
13 —	294	52, 5	68	
14 —	295	53	62	54, 3
15 —	296	52, 5	65	48, 5
16 —	297	51		55, 5
17 —	298	51	62, 3	52
18 —	299	53		52, 5
19 —	300	52	57, 3	
20 —	301			
21 —	302	54, 3	62	55, 5
22 —	303	54, 5	64, 5	
23 —	304	51, 7	62	55
24 —	305	53		
25 —	306		64	
26 —	307	51, 5	62, 7	54, 7
27 —	308	54	62	
28 —	309	54	64, 7	
29 —	310	54	66	
30 --	311	55		47
1er mai........	312	52, 5	64	
2 —	313	53	65	54
3 —	314	54	65	
4 —	315	52, 5		87
5 —	316	52, 5	64	59
6 —	317		62, 5	53
7 —	318	57	64	
8 —	319		65, 5	55, 5
9 —	320	53, 5		59
10 —	321	52, 3	68, 5	58, 5
11 —	322	53	60	
12 —	323	×	59, 5	50, 3
13 —	324	54		mou
14 —	325	51, 7	65, 5	50
15 —	326	51	62, 3	54, 5
16 —	327			55
17 —	328	54, 5	67, 5	
18 —	329	55	61	86

DATES	Jours de vie	II_3	III_3	VII_3
		gr.	gr.	gr.
19 mai	330	52, 5	61	
20 —	331	51	62	52
21 —	332	51, 5	61, 5	
22 —	333		×	82
23 —	334	54, 5		51, 5
24 —	335	59	64	52, 7
25 —	336	55, 5	61	53, 5
26 —	337	53		
27 —	338	53, 5		
28 —	339	52	65	81
29 —	340	53, 5	64	
30 —	341		62, 5	57
31 —	342		63, 5	52
1er juin	343	53, 5	60	55
2 —	344	54	62, 5	55
3 —	345	53, 5		55, 5
4 —	346	52	64, 5	54
5 —	347	51	58	55
6 —	348	52		
7 —	349	50	65	
8 —	350	47		
9 —	351		63	57
10 —	352			58
11 —	353		63	52
12 —	354		×	53
13 —	355		62, 5	52, 5
14 —	356		65, 5	58, 5
15 —	357			
16 —	358		70, 5	
17 —	359		70	56
18 —	360		67, 5	55, 7
19 --	361		×	
20 —	362		67	
21 —	363		65	52
22 —	364		63, 7	38
23 —	365		65	
24 —	366	Incubation	63	54, 3
25 —	367			
26 —	368		65, 5	54, 5
27 —	369		66	
28 —	370			60
29 —	371		63	51
30 —	372		63, 5	
1er juillet......	373		×	57
2 —	374			55, 5
3 —	375		×	82
4 —	376		67, 5	53
5 —	377		×	50
6 —	378		×	55, 5
7 —	379		×	50
8 —	380			
9 —	381		67	4

DATES	Jours de vie	IIs	IIIs	VIIIs	DATES	Jours de vie	IIs	IIIs	VIIIs
		gr.	gr.	gr.			gr.	gr.	gr.
10 juillet	382		64	54. 5	31 août.......	434	57, 7		
11 —	383		61		1er septembre..	435			55,5
12 —	384		63	57	2 — ..	436	59, 5	65	53, 5
13 —	385			54	3 — ..	437	57, 5	65	51+52
14 —	386		×		4 — ..	438	55	×	52, 5
15 —	387		65, 5	60	5 — ..	439	54, 5	59	49
16 —	388			53	6 — ..	440			54, 5
17 —	389		62	57, 5	7 — ..	441		60	
18 —	390		×		8 — ..	442	57	68	
19 —	391			53	9 — ..	443	57		54, 5
20 —	392		62	55	10 — .	444			
21 —	393			55	11 — ..	445	60, 5	64	55, 5
22 —	394		62, 5	50	12 — ..	446	58	65	
23 —	395		67	53, 5	13 — ..	447	56, 3	65	
24 —	396		68	57	14 — ..	448			
25 —	397		65, 5	50	15 — ..	449	59, 5	68, 7	
26 —	398			50, 5	16 — ..	450	57, 5		
27 —	399		65	53	17 — ..	451	57	71, 7	
28 —	400				18 — ..	452	58	70, 5	
29 —	401		59	57	19 — ..	453			
30 —	402		56, 5	55	20 — ..	454	59	65, 5	
31 —	403			52	21 — ..	455	60, 5		
1er août.......	404		62, 5	51, 5	22 — ..	456	60	58	
2 —	405		65		23 — ..	457	61, 7	67	
3 —	406		65	55	24 — ..	458		72	
4 —	407			55	25 — ..	459	56, 5		
5 —	408		67, 5		26 — ..	460	57	×	
6 —	409		67, 5	mou	27 — ..	461		70	
7 —	410		68, 5	53, 5	28 — ..	462	61, 3	65, 7	
8 —	411				29 — ..	463	57	65, 7	
9 —	412		69	61	30 — ..	464	56, 5		
10 —	413		69	54	1er octobre....	465	59. 5	69. 5	
11 —	414		64, 5	54	2 — ..	466			
12 —	415		66	58	3 — ..	467	60, 5	×	
13 —	416		×	52, 5	4 — ..	468	59, 5	67	
14 —	417			56	5 — ..	469		65, 5	
15 —	418		63, 5	54	6 — ..	470	59, 5		
16 —	419		64	56	7 — ..	471	57	68, 5	
17 —	420			55	8 — ..	472			
18 —	421		66	52, 5	9 — ..	473	60, 5		
19 —	422	54, 5	63, 5	49	10 — ..	474	59		
20 —	423	51. 5		55	11 — ..	475			
21 —	424	53	66		12 — ..	476	58		
22 —	425	56	×	86	13 — ..	477			
23 —	426	58, 5	63	49, 5	14 — ..	478	60		
24 —	427	59, 5	62, 5	53	15 — ..	479	57, 5		
25 —	428			53	16 — ..	480			
26 —	429	63	64	52	17 — ..	481	62		
27 —	430	60	70	mou	18 — ..	482			
28 —	431	57	65, 5		19 — ..	483	61		
29 —	432	58, 5			20 — ..	484			
30 —	433	57, 7		58	21 — ..	485			

DATES	Jours de vie	II_3	III_3	VIII_3	DATES	Jours de vie	II_3	III_3	VIII_3
		gr.	gr.	gr.		gr.	gr.	gr.	gr.
22 octobre......	486	60, 5			25 octobre.....	489	58		
23 —	487				26 —	490	57		
24 —	488				27 —	491			

RÉSUMÉ

II_3. — Œufs pesés............ 138 = 7 k. 561 } 7 k. 616
Œuf cassé............ 1 = 0 k. 54,8 }

III_3. — Œufs pesés............ 137 = 8 k. 723 } 9 k. 614
Œufs mous ou mangés. 14 = 0 k. 891 }

VIII_3. — Œufs pesés............ 142 = 7 k. 881 } 8 k. 048
Œufs sans coquille..... 3 = 0 k. 167 }

DATES ET POIDS DES ŒUFS DE LA QUATRIÈME GÉNÉRATION CARNIVORE

DATES	Jours de vie	V_4	DATES	Jours de vie	V_4	DATES	Jours de vie	V_4
		gr.			gr.			gr.
1904			24 avril	306	62,5	7 juillet......	380	66
12 février....	234	60	26 —	308	54.5	8 —	381	×
14 —	236	55,5	27 —	309	mou	9 —	382	104
16 —	238	54	30 —	312	48	10 —	383	65
18 —	240	59	3 mai........	315	100	11 —	384	98,5
22 —	244	mou	4 —	316	62,5	12 —	385	63,5
27 —	249	60	6 —	318	102	13 —	386	51
29 —	251	60,5	7 —	319	65	14 —	387	59,5
1er mars	252	61	11 —	323	65,5	15 —	388	93
3 —	254	65	12 —	324	73	17 —	390	mou
5 —	256	60	14 —	326	69	19 —	392	63
6 —	257	64,5	15 —	327	101,3	22 —	395	67
10 —	261	×	16 —	328	63	23 —	396	mou
13 —	264	60	17 —	329	95,5	24 —	397	69
14 —	265	59	19 —	331	98,5	25 —	398	64.5
15 —	266	60,5	20 —	332	×	27 —	400	68,3
17 —	268	66,5	22 —	334	62,5	29 —	402	68
18 —	269	95	23 —	335	25	31 —	404	72,5
20 —	271	63,7	24 —	336	60	2 août	406	59
21 —	272	64	27 —	339	66	3 —	407	68
23 —	274	60	28 —	340	67,5	5 —	409	67,5
24 —	275	66,5	29 —	341	95,5	6 —	410	96,5
25 —	276	65	31 —	343	94	8 —	412	68
27 —	278	mou	8 juin........	351	65	9 —	413	65,5
30 — ...	281	mou	10 —	353	61,5	10 —	414	68,5
2 avril......	284	60	12 —	355	×	11 —	415	62,5
3 —	285	61,5	13 —	356	64,7	12 —	416	62,5
5 —	287	65,7	14 —	357	70,5	13 —	417	98
6 —	288	62,5	17 —	360	mou	14 —	418	45,5
7 —	289	64	18 —	361	mou	16 —	420	66
8 —	290	62,5	20 —	363	69	17 —	421	67,5
10 —	292	61	21 —	364	mou	18 —	422	66,5
12 —	294	56,5	23 —	366	110	19 —	423	64
14 —	296	83,5	24 —	367	65,5	21 —	425	70
15 —	297	38,5	25 —	368	64,7	22 —	426	70,5
17 —	299	×	26 —	369	65,5	23 —	427	74
18 —	300	87,5	29 —	372	69	24 —	428	104,5
20 —	302	95	30 —	373	64,5	25 —	429	49
21 —	303	63	3 juillet......	376	101	27 —	431	68
22 —	304	67,7	5 —	378	67,3	28 —	432	69,7
23 —	305	65	6 —	379	66,5	5 septembre ..	440	71,3

RÉSUMÉ

V_4. — Œufs pesés........... 108 = 7 k. 465
Œufs sans coquille.... 9 = 0 k. 622
Œufs mangés......... 5 = 0 k. 345
} 8 k . 432

DATES ET POIDS DES ŒUFS DE LA CINQUIÈME GÉNÉRATION CARNIVORE

DATES	Jours de vie	I_5	DATES	Jours de vie	I_5	DATES	Jours de vie	I_5
		gr.			gr.			gr.
1905			2 mai	333	52	18 juin	380	65
27 février	269	54	3 —	334	54	19 —	381	50,5
1er mars	271	54,5	4 —	335	87,5	20 —	382	61
2 —	272	84,5	7 —	338	39	21 —	383	95,5
4 —	274	52	8 —	339	62,7	22 —	384	60
7 —	277	55	9 —	340	mou	24 —	386	63
11 —	281	55	12 —	343	95,5	25 —	387	67
13 —	283	49,5	13 —	344	61,5	26 —	388	62
14 —	284	56,5	14 —	345	53	27 —	389	mou
16 —	286	58	16 —	347	63	28 —	390	55
17 —	287	59	17 —	348	101	29 —	391	44,5
18 —	288	59	19 —	350	62,5	1er juillet	393	63
20 —	290	91	20 —	351	62	2 —	394	95
21 —	291	59,7	22 —	353	93,5	10 —	402	61
26 —	296	60,7	23 —	354	mou	12 —	404	62
27 —	297	60	26 —	357	mou	13 —	405	mou
29 —	299	59,5	27 —	358	mou	14 —	406	60
30 —	300	89	28 —	359	59,5	15 —	407	65
1er avril	302	mou	29 —	360	2 mous	16 —	408	mou
4 —	305	×	31 —	362	2 mous	18 —	410	62
6 —	307	50	2 juin	364	60,5	19 —	411	66
7 —	308	54,7	4 —	366	2 mous	20 —	412	40
12 —	313	60	5 —	367	×	21 —	413	62
13 —	314	55	6 —	368	60,5	22 —	414	61
15 —	316	57	8 —	370	55,5	23 —	415	mou
16 —	317	48	9 —	371	67,5	25 —	417	63
18 —	319	86,5	10 —	372	mou	26 —	418	55
19 —	320	52	11 —	373	93	28 —	420	97,5
20 —	321	55	13 —	375	92	29 —	421	60,5
23 —	324	58	14 —	376	mou	30 —	422	64
24 —	325	mou	16 —	378	57,5	1er août	424	mou
1er mai	332	52	17 —	379	60,5	2 —	425	60,5
						7 —	430	58,5

RÉSUMÉ

I_5. — Œufs pesés .... 78 = 4 k. 958
Œufs sans coquille ...... 15 = 0 k. 953 } 6 k. 102
Œufs mangés .... 3 = 0 k. 191

VARIATIONS DU POIDS

DE DEUX ŒUFS PENDANT UNE INCUBATION CONDUITE A TERME AVEC LA COUVEUSE D'ARSONVAL

1905. 9 mars (soir)	60g.15	» »
10 — (matin)	59 77	60g.40
11 — —	59 29	60 »
12 — —	58 83	59 50
13 — —	58 26	59 »
14 — —	57 61	58 58
15 — — (1)	57 45	58 32
16 — —	57 30	58 17
17 — —	57 18	57 97
18 — —	57 »	57 85
19 — —	56 85	57 72
20 — —	56 70	57 55
21 — —	56 52	57 36
22 — —	56 25	57 12
23 — —	55 98	56 94
24 — —	55 60	56 54
25 — —	55 45	56 40
26 — —	55 13	56 21
27 — —	55 84	56 06
28 — —	55 50	55 70
29 — —	54 15	55 57

(1) A partir de cette date, une éponge humide est laissée dans la couveuse pour maintenir l'atmosphère saturée de vapeur d'eau.

ARCHIVES DE ZOOLOGIE EXPÉRIMENTALE ET GÉNÉRALE
IVe Série, Tome VI, p. 333 à 369, pl. IV.
10 Mai 1907.

NOUVELLES RECHERCHES SUR LE DÉVELOPPEMENT DU PHARYNX ET DES CLOISONS CHEZ LES HEXACTINIES

PAR

L. FAUROT
Docteur ès sciences, Docteur en médecine.

TABLE DES MATIÈRES

INTRODUCTION

Cette étude, de même que la précédente (1903), a été faite sur des embryons de *Sagartia parasitica* et d'*Adamsia palliata*. Depuis qu'ont été publiés le travail d'ANDRES (1884) et celui de CARUS (Prodrome de la faune de la Méditerranée), on réunit ces deux espèces dans le même genre *Adamsia*, en désignant la

première : *Adamsia Rondeleti.* Ainsi que je l'ai déjà signalé (**1903**, note de la page 359), c'est à tort que cette réunion a été faite. Je reviens encore une fois sur cette question de nomenclature au sujet de laquelle il me semble ne pas avoir suffisamment insisté.

Les désignations de *Sagartia* et de *parasitica* sont de Gosse (**1860**), celle d'*Adamsia* est de Forbes (*Ann. natur. hist.*, vol. 183) et c'est Andres qui a créé l'espèce *Adamsia palliata*. Avant Andres, Bohadsh avait décrit la même espèce sous le nom de *Medusa palliata.*

Les deux espèces ont en commun les caractères suivants : Base très adhérente. Au tiers inférieur de la colonne, le tégument est muni de verrues percées de cinclides et disposées en deux ou trois rangées. Chez les deux espèces, les tentacules sont complètement rétractiles. Une particularité importante que j'ai déjà signalée chez *Sagartia parasitica* (**1895**), doit également exister, à mon avis, chez les autres espèces du genre. Elle consiste en ce que les cinclides s'ouvrent directement dans les loges, pas ou très rarement dans les interloges. Il y a à noter, en outre, que parmi les six loges de premier ordre, deux : les deux loges de direction, sont dépourvues de cinclides. Aconties.

Parmi les caractères qui, abstraction faite des colorations, distinguent les deux espèces, les plus importants et les plus visibles sont :

Sagartia parasitica : Colonne cylindrique haute. La base pédieuse peu déformée, mais étalée, est *entièrement* fixée sur les coquilles habitées par : *Pagurus striatus, Pag. angulatus,* etc. Cette base sécrète une membrane d'origine muqueuse toujours complètement adhérente aux coquilles. Disque tentaculaire orienté en haut ou latéralement par rapport au pagure (1). Nombre et disposition des cloisons toujours symétriques et biradiales.

Adamsia palliata : colonne très courte. La base pédieuse

(1) Les cas où on trouve *Sag. parasitica* vivant non accompagné d'un Pagure, doivent être considérés comme exceptionnels.

très étalée chez l'adulte a une surface proportionnellement beaucoup plus grande que celle de la colonne. Cette base est déformée et le plus souvent n'est pas entièrement fixée sur les coquilles. Une partie de cette base sert à envelopper l'hôte intérieur des coquilles. Cet hôte est : *Eupagurus Prideauxi*, à l'exclusion de tout autre pagure. La base pédieuse sécrète une membrane de même origine que celle du *Sag. parasitica*, mais elle n'adhère pas, durant toute la durée de son développement, complètement à la coquille. Le disque tentaculaire est toujours placé en face de la bouche du pagure mutualiste. Quoi qu'en dise Gosse, Andres et Jourdan, les tentacules bien que moins irritables que chez *Sag. parasitica* sont complètement rétractiles. Le nombre des cloisons est irrégulier, leur disposition est asymétrique.

On sait (1895, pp. 195 à 199) que la plupart des traits caractéristiques de l'*Ad. palliata* résultent d'une déformation produite par un mutualisme très intime. Je reviendrai sur cette association dans un autre travail ; mais dès maintenant on peut voir que, même en tenant compte de l'origine de ces caractères, l'*Ad. palliata* diffère trop du *Sag. parasitica*, pour qu'il soit possible de réunir l'une et l'autre espèce dans un genre particulier.

Cependant VERILL, le premier, a cru devoir séparer du groupe des *Sagartia* le *Sag. parasitica* et créer pour lui le genre *Calliactis*, en raison de sa base étalée et de la présence de tubercules perforés à la partie inférieure de la colonne. C'est en se servant de ces mêmes caractères que MILNE-EDWARDS et J. HAIME ont fait rentrer le *Calliactis* dans le genre *Adamsia*. ANDRES et CARUS les ont imités. En réalité il n'y a pas de tubercules chez *Sag. parasitica ;* ce que l'on a décrit pour tels sont plutôt des verrues, des voussures produites par les aconties accumulés et pressés contre les cinclides. Elles sont peu ou pas apparentes au niveau des cinclides de deuxième et troisième ordres. Chez *Sag. parasitica* et *Ad. palliata*, les verrues sont bien percées de cinclides, mais cela, ainsi que leur situation vers la base de la

colonne, constitue deux particularités d'une valeur insuffisante pour justifier la création d'un nouveau genre.

Deux autres caractères : base étalée et membrane adhérente sécrétée par le disque pédieux sont également considérés comme étant communs au *Sag. parasitica* et à l'*Ad. palliata*. Mais chez la première de ces Actinies, l'élargissement de la base n'est pas constant ; il ne peut se produire que lorsque les individus ne sont pas groupés en trop grand nombre sur une même coquille habitée par une pagure (leur habitat normal). Quant à la membrane sécrétée par le disque pédieux, elle ne constitue pas une particularité propre ni au *Sag. parasitica,* ni à l'*Ad. palliata ;* je l'ai observé chez le *Chitonactis coronata* et elle existe probablement aussi chez toutes les espèces qui fixées sur des corps durs et rugueux, ne se déplacent jamais ou seulement à de très rares intervalles. Cette membrane, d'origine muqueuse et résultant d'une réaction de défense, peut être sécrétée non seulement par le disque pédieux, mais aussi par la surface même de la colonne chez certaines espèces absolument sédentaires et vivant toujours en contact avec des pierres ou avec du sable vaseux : *Phellia, Edwardsia.*

Chez l'*Ad. palliata,* l'élargissement et la déformation considérable de la base, l'asymétrie de nombre et de disposition des cloisons ainsi que son Mutualisme exclusif à l'égard d'une seule espèce de pagure, constituent trois caractéristiques importantes d'une valeur générique au moins égale à celle du groupe des *Sagartia.* La dénomination d'*Adamsia Rondeleti* a donc été indument attribuée au *Sagartia parasitica* (1). Il n'existe cependant aucune différence dans l'embryogénie des deux espèces. Les embryons sont seulement plus petits et leur développement est moins rapide chez *Ad. palliata.* Chez cette espèce aussi, le stade à huit tentacules et à huit cloisons présente une plus longue durée que chez *Sag. parasitica.*

(1) Synonymie du *Sagartia parasitica : Actinia effœta* Linné ; *Actinia parasitica* Couch ; *Sagartia effœta* P. Fischer ; *Adamsia effœta* Milne-Edwards ; *Calliactis effœta* P. Fischer ; *Adamsia Rondeleti* Delle Chiaje et Andres ; *Calliactis polypus* Klutzinger.

Mon but, dans ce mémoire, est de préciser les particularités embryogéniques que j'ai exposées dans mon précédent travail (1903) et en outre de les compléter et d'en étendre les conclusions. Ces particularités étant en grande partie en contradiction avec ce qui a été publié sur le développement des Hexactinies, il est utile que je revienne de nouveau à un exposé des opinions antérieures aux miennes.

Avant le travail précité, il était admis que le pharynx des Hexactinies résultait uniquement de l'invagination du pôle oral d'une *planula*, et d'après la plupart des auteurs, le blastopore ne formait pas la bouche mais l'ouverture inférieure du pharynx. Quant à la bouche, elle était délimitée par les bords mêmes de l'invagination ; ou encore, comme chez les Alcyonnaires, l'ouverture inférieure du pharynx devait son origine à la perforation du pôle invaginé d'une *planula* sans blastopore. E. VAN BENEDEN (1897) s'exprime ainsi : « Le blastopore devient entérostome et l'actinostome est un orifice de nouvelle formation.

La bouche des Hexactinies n'avait donc aucune homologie avec celle des Hydrozoaires qui d'ailleurs n'ont pas de pharynx. On admettait ainsi que le pharynx était formé, en cas de gastrula antérieure, par une nouvelle invagination comprenant à la fois l'ectoderme et l'endoderme. Quant aux quatre premiers couples (1) de cloisons, les uns, comme LACAZE DUTHIERS, croyaient que leur développement était successif et qu'il n'avait aucun rapport immédiat d'apparition avec le pharynx. WILSON et MC MURRICH admettaient, au contraire, que la formation du premier couple était en relation immédiate avec celle du pharynx alors que ce dernier s'éloigne de la paroi pour devenir peu à peu central. Pour GOETTE, la formation des quatre couples

(1) *Couple*, en français, se dit de deux choses de même espèce prises ensemble (LITTRÉ). Exemple : un couple d'œufs. Ne se dit pas des choses qui vont nécessairement ensemble ; on dit alors : une *paire*. Les cloisons d'une loge vont nécessairement ensemble, on doit donc dire dans ce dernier cas seulement : une paire de cloisons. En anglais, les significations de *couple* et *pair* ne paraissent pas être les mêmes qu'en français. Cette terminologie, d'ailleurs sujette à discussion, n'a été employée que faute d'une meilleure.



est non seulement indépendante de ce dernier organe mais elle est même postérieure à celle des loges. Enfin APPELLOF considère comme inexacte l'opinion de H. V. WILSON et de Mc MURRICH d'après laquelle il y aurait à l'origine un contact intime entre le pharynx et la paroi du corps. D'après lui, le pharynx est, durant le processus entier de son introversion, complètement entouré par l'endoderme, bien qu'il soit plus rapproché de l'un des côtés du corps que de l'autre. A toutes ces affirmations contradictoires, j'oppose les conclusions suivantes résultant de mes recherches :

La formation du pharynx ne résulte pas de l'invagination orale d'une planula à deux feuillets, ni de l'introversion du stomodœum d'une gastrula. Au début de son développement, cet organe présente l'aspect d'une gouttière faisant partie de l'un des côtés de la paroi du corps un peu au-dessous de la bouche de la gastrula. La gouttière pharyngienne se transforme en tube avec la formation des couples 2-2 ; 4-4 et 3-3. C'est en même temps que la gouttière qu'apparaissent le premier couple d'abord et ensuite les trois autres, par un processus pouvant donner lieu à des interprétations différentes. Ce seraient : ou quatre replis de la paroi du pôle oral s'accroissant de ce pôle vers le bas ; ou bien peut-être les intervalles pleins de quatre enfoncements homologues à ceux que GOETTE soutient avoir observés chez le Scyphistome ; ou bien encore, les couples pourraient résulter de plis pénétrant comme des fentes dans la paroi du corps, fentes rappelant les formations schizocœliques.

Les embryons très nombreux de *Sagartia parasitica* et d'*Adamsia palliata* que j'ai examinés pour cette nouvelle étude, soit à l'état vivant, soit à l'aide de coupes, provenaient de pontes artificiellement obtenues par un procédé que j'avais déjà vu utiliser par M. François, au Laboratoire de Banyuls en 1890 (1). Il consiste à placer un certain nombre d'Actinies, quinze à vingt, dans un même cristallisoir rempli d'eau de mer. Au bout de

(1) LA BIANCO (1900. Année biologique) a également provoqué la ponte des *Ophiothrix* en mettant un certain nombre de ces Echinodermes dans un litre d'eau de mer.

vingt-quatre à quarante-huit heures, rarement plus, des œufs segmentés à des stades plus ou moins avancés s'échappent en grande quantité et flottent à la surface de l'eau. J'ai remarqué que cette méthode avait plus de chances de réussir lorsque les Actinies avaient été pêchées récemment. A l'état normal, c'est-à-dire dans la mer, la fécondation, la segmentation et la formation de la planula se passent vraisemblablement à l'intérieur du corps ; mais dans les conditions de captivité, les pontes se trouvent hâtées par l'altération de l'eau résultant de la réunion d'un grand nombre d'animaux dans un petit volume d'eau et aussi par l'élévation de la température. Les pontes se produisent surtout la nuit et le matin, elles sont parfois accompagnées du rejet de fragments d'entéroïdes et d'amas d'œufs non fécondés encore inclus dans des portions de cloisons. Ce dernier fait montre bien que les pontes sont anormales sous le rapport de leur origine. Elles sont d'ailleurs souvent suivies très rapidement par la mort et la décomposition des Actinies qui deviennent flasques ou s'affaissent en état de contraction incomplète. Le plus souvent les œufs se développent normalement. Dans les pontes où il en est autrement, le développement ne se continue pas au-delà du stade gastrula, mais avec beaucoup de lenteur. Très peu d'embryons même y parviennent.

Chez l'*Adamsia palliata* de même que chez *Sagartia parasitica* les œufs, segmentés ou non, provenant d'une même ponte sont, soit blancs, soit de couleur rosée. Ils sont toujours très opaques. J'ai remarqué que ces couleurs conservées par les embryons jusqu'à l'état de planula sont aussi celles des *acontia* de l'individu dont les œufs sont issus. La durée des premiers stades de développement est à peu près la même pour l'*Adamsia palliata* et le *Sagartia parasitica*. Cette durée pour chaque période est sans limite bien fixe.

La segmentation se fait entre six et dix heures.

La blastulation dure de dix à vingt heures.

La formation de la *planula*, qui à vrai dire n'est dans ce développement qu'une blastula ciliée, et sa transformation en

gastrula se fait insensiblement entre la quarantième et la cinquantième heure. Vers la soixante-seizième heure environ, les embryons de l'une et l'autre Actinie peuvent déjà se fixer et la plupart de ceux qui sont maintenus dans de l'eau très pure se fixent en effet au cinquième ou sixième jour. D'autres en très grand nombre peuvent continuer à nager pendant des mois et plus. Il est vrai que beaucoup d'entre eux qui s'étaient fixés se détachent et errent plus ou moins longtemps avant de se fixer définitivement. A l'état normal, dans la mer, la période de vie libre doit être très prolongée, car à toute époque de l'année, on peut par la pêche pélagique recueillir des larves à huit cloisons. C'est ainsi qu'au mois de décembre j'ai pu en observer à Nice. Chez les embryons élevés dans les cristallisoirs les premières cloisons commencent à se former dans la larve nageante avant la fixation. Cette fixation pouvant ne pas être définitive, la larve nage donc souvent avec huit cloisons bien développées, sans tentacules. Ou bien, au lieu de nager, la larve progresse au moyen de ses cils tout en restant en contact avec le fond du cristallisoir. Cette progression simule une reptation mais en réalité la larve bien que s'appuyant sur une surface solide se sert de ses cils comme si elle se trouvait entre deux eaux. L'allure de la larve sans cils des Lucernaires n'est donc pas comparable avec celle des larves d'Hexactinies alors que celles-ci sont sur le point de se fixer.

Tandis que chez *Adamsia palliata* le nombre des cloisons et celui des tentacules ne s'accroît pas au-delà de huit durant un ou deux mois, chez *Sagartia parasitica* l'augmentation du nombre est beaucoup plus rapide. C'est ainsi qu'une larve de cette espèce, fixée depuis six jours peut déjà présenter douze cloisons et douze tentacules. Durant toute leur vie libre, les embryons ne paraissent pas s'alimenter autrement qu'au moyen de leurs réserves lécithiques. C'est ainsi qu'ayant conservé vivante toute une ponte d'*Adamsia palliata*, depuis le 12 mai jusqu'au 12 juin, je trouvais à cette dernière date les embryons à peu près translucides alors qu'au début ils étaient complètement opaques.

La partie pharyngienne de leur corps était vide tandis que la partie postérieure aborale contenait encore quelques éléments graisseux jaunâtres. Cette transparence ainsi causée par la résorption de la plus grande partie des cellules de nutrition, coïncidait avec la période de la vie libre.

BLASTULA. BLASTULA CILIÉE (Planula). GASTRULA. MÉSODERME

Les segmentations irrégulières de l'œuf continuent à se produire dans les blastules de forme irrégulière et très variable que j'ai déjà décrites (**1903**, p. 360). C'est par erreur que j'ai signalé la formation d'une morule, j'avais été trompé par l'aspect sphérique d'œufs en segmentation très avancée. Les blastules sont formées de cellules non déformées par la compression des cellules voisines et dont les noyaux sont tous en karyokinèse. Les segmentations qui continuent à se produire contribuent à combler leur cavité et régularisent probablement ainsi la forme de ces blastules. La figure 4, pl. V, représente une blastule entière et les figures 2 et 3 les coupes de deux autres. Aucune règle ne préside à la distribution des blastomères; c'est à peu près la « Blastomerenanarchie » signalée par METCHNIKOFF dans le développement de la méduse : *Oceania armata*. Les cellules qui remplissent les blastules m'ont semblé se produire au début par la segmentation des superficielles mais il se peut que leur multiplication se fasse par un processus semblable à celui de la délimination. C'est l'opinion que j'avais adoptée dans mon travail de **1903**, opinion conforme à celle de WILSON dans son mémoire sur *Manicina areolata* (**1888**). Les parois des blastules sont au début rapprochées, par places, jusqu'au contact ; aussi deviennent-elles un peu translucides durant deux à trois heures. Cette translucidité disparaît bientôt ainsi que l'irrégularité de toute la surface par suite, ai-je dit, du comblement de leur cavité par les cellules nouvellement formées et d'aspect semblable à celles des parois. Dès que les blastules ont pris une forme sphérique, presque ovale, on peut les désigner sous le nom de planules,

car elles se couvrent de cils, se déplacent d'abord lentement puis plus rapidement ; elles fuient une trop grande clarté. La bouche n'est visible à l'extérieur que lorsque l'invagination commence, elle est presque toujours en arrière du sens de la progression. On peut expliquer cette particularité par un mouvement des cils plus rapide dans le sens oro-aboral ; ou bien la planule étant moins volumineuse à son extrémité aborale on peut admettre que les cils, agissant avec une égale force dans les deux sens, cette extrémité doit offrir moins de résistance au déplacement que l'extrémité opposée.

Sur les coupes, la planula bien développée (fig. 5, pl. V) se présente comme formée à la périphérie par une couche de cellules allongées vers l'intérieur de la cavité. Dans cette cavité les cellules se terminent en culs de sacs sans parois distinctes et à contenu formé de globules de graisse. Leur aspect rappelle un peu celui des cellules glandulaires que l'on trouve en diverses parties du corps chez l'adulte.

Cette structure ne concorde guère avec les descriptions classiques de la planula. On décrit cette dernière comme possédant deux feuillets, l'endoderme étant plus ou moins distinct. Pour Balfour, la planula ciliée a deux couches; elle est pourvue d'une cavité digestive plus ou moins rudimentaire creusée dans le feuillet interne. Pour Korschelt et Heider, la planula est pourvue d'un ectoderme cilié et d'une masse intérieure endodermique plus ou moins compacte. Cette dernière définition tend à enlever à l'endoderme son importance comme couche distincte. Je crois, d'après ce qui se passe chez *Ad. palliata* et *Sag. parasitica,* devoir aller plus loin en disant que la planula est chez les Hexactinies, une blastula pleine ciliée pourvue d'un ectoderme et d'une masse lécithique intérieure sans trace d'endoderme. Cette dernière couche, ainsi qu'on le verra plus loin, *résulte d'une invagination typique.* Cependant, à la période du développement où nous en sommes, l'embryon couvert de cils et menant une vie libre représente bien la phase dénommée planula. Une autre particularité est à signaler : la paroi ectodermique est

perforée de un et même parfois de plusieurs orifices que l'on retrouve dans les périodes ultérieures du développement. Ce sont souvent des perforations s'ouvrant directement dans la cavité intérieure mais d'autres fois, les orifices se prolongent plus ou moins loin dans l'épaisseur de l'ectoderme constituant ainsi de véritables canaux plns ou moins parallèles à l'axe du corps. La présence de ces canaux à parois revêtues de cellules semblables à celles de l'ectoderme m'avait fort intrigué et la recherche de leur origine a été en grande partie cause du long retard que j'ai mis à l'achèvement de ce travail. Il est vraisemblable que lorsque la planula est pourvue de plusieurs orifices, ceux-ci ne sont, sauf un seul qui est la bouche, que le début d'invaginations anormales.

S'il est encore incertain que la planula soit une répétition d'une forme ancestrale libre attribuée à tous les Cœlentérés, sa structure chez *Sag. parasitica* et *Ad. palliata* indique du moins quel est son rôle durant le développement. C'est, en effet, durant cette phase planula que s'achève l'organisation des cellules ectodermiques par l'apparition du revêtement cilié et surtout par la séparation complète des éléments graisseux qui, s'isolant des autres substances cellulaires, rempliront à peu près complètement la cavité embryonnaire, permettant ainsi à la larve de vivre jusqu'à la période de fixation définitive (1).

Lorsque cette accumulation de substances lécithiques s'est produite, une véritable, complète invagination, qui probablement a débuté au niveau de la bouche de la planula, s'opère graduellement dans un laps de temps d'environ douze à vingt heures. Ce n'est qu'en observant ce phénomène depuis le début de sa formation que l'on peut constater qu'il se produit réellement. En effet, la planula étant remplie d'éléments graisseux,

(1) WILSON (1888) a vu la formation d'une blastosphère avec une très large cavité se remplissant par délamination pour former une planula pleine. La figure 4 qu'il donne de cette planula ne montre aucune trace d'endoderme distinct. Ce n'est que dans la suite du développement lorsque la mésoglée se forme (WILSON, fig. 5, 6) et que l'endoderme apparait. P. M. MURRICH (1891) chez *Actinoloba* (Metridium marginatum) affirme que la couche endodermique délaminée est très difficile, avant l'ouverture de la bouche, à distinguer de la masse nutritive.

on est tenté de croire, en observant sans transition une gastrula complètement formée, que celle-ci ne provient pas d'une introversion ectodermique, que le vide de sa cavité n'est dû qu'à la résorption des globules nutritifs de cette planula, et qu'en outre l'endoderme s'est produit par délamination.

C'est là sans doute le motif qui fait que la plupart des recherches qui ont été faites sur ce sujet ne concordent pas et que plusieurs auteurs n'admettent pas l'invagination typique chez les Hexactinies (1). Cependant JOURDAN (1879) a observé une invagination véritable chez *Actinia equina.* Il note que la cavité de la gastrula est *complètement vide au début.* KOWALESKY (1873) lui-même, avait vu chez une Actinie indéterminée, qu'après la formation d'une morula ciliée il se forme une véritable invagination, mais il ajoute que les bords de l'ouverture (endoderme et ectoderme compris) de la gastrula s'enfoncent pour former le pharynx.

La gastrulation de l'*Urticina* (Tealia) décrite par APPELLOF dériverait directement d'une blastula pleine. Chez cette espèce il existerait à la fin de la segmentation un blastocœle avec une fausse (unechte) cavité de segmentation remplie dès le début par une partie de la substance vitelline non segmentée. Ce ne serait qu'au bout du cinquième ou sixième jour qu'on observerait l'invagination de la blastula et c'est seulement sur la gastrula que les cils apparaîtraient. A la fin de la gastrulation, dit-il, l'endoderme limite une cavité relativement spacieuse qui n'est cependant jamais vide mais remplie d'une masse graisseuse de nutrition. Il ajoute : « Es ist jetz derselbe Nahrungdotter, welcher aus der Blastula in die Gastrulahohle übertritt ». J'ai moi-même

(1) KOWALESKY (1873), chez *Actinia parasitica* = *Sagartia parasitica* a vu se former un amas de cellules sans formation de cavité de segmentation. Cet amas se couvre de cils après que la segmentation est terminée. Il apparaît alors à l'une des extrémités un petit refoulement. Il s'agit là, à mon avis, d'une blastula pleine conservant encore sa forme irrégulière durant son passage graduel à la phase de planula. Le naturaliste russe ne croit pas que l'endoderme se soit formé par invagination, mais il faut dire qu'il n'a pu observer les stades ultérieurs du développement du *Sag. parasitica* et que, dit-il, « même par le moyen des coupes on ne saurait obtenir rien de bon ». Sur *Actinia aurantiaca* (Grube), KOWALESKY observa des embryons à huit cloisons dont la cavité était remplie de vitellus de nutrition « de sorte, dit-il, qu'évidemment l'endoderme ne s'était pas formé par refoulement ».

observé le même fait chez *Ad. palliata* et *Sag. parasitica* APPELLOF (**1900**, p. 22-23), donne deux explications de cette migration de substances lécithiques : ou bien, les matières grasses de la blastula ont été complètement résorbées par les cellules invaginées pour être de nouveau rejetées dans la cavité de la gastrula; ou bien, et c'est l'explication qui lui paraît la plus vraisemblable : les éléments graisseux se sont mélangés par pression réciproque à la couche de cellules endodermiques et ont passé à travers.

Mes récentes observations, en ce qui concerne l'existence de l'invagination, concordent avec celles que je viens d'exposer (KOWALESKY, JOURDAN, APPELLOF), et sont à opposer à l'opinion la plus généralement adoptée au sujet de la forme la plus typique du développement des Hexactinies, opinion qui est ainsi résumée par MM. Y. DELAGE et HEROUARD (**1901**, p. 479) : « ...une planula se forme par délamination. Au petit bout de la larve se produit une invagination modérément profonde qui est le stomodœum dont le fond se perce d'un orifice. La larve devient par là en tout semblable à une gastrula, bien que son origine soit tout autre » (1).

J'ai observé que la blastula pleine se recouvre de cils et représente ainsi une phase planula pleine sans feuillet endodermique. Cette planula subit une véritable invagination. Pendant que se forme la gastrula, la masse interne lécithique se résorbe mais réapparaîtra dans la cavité de cette gastrula ainsi que l'a observé APPELLÖF sur *Tealia*. Le stomodœum se transformera en pharynx non pas par une seconde invagination, mais, ainsi que je l'exposerai plus loin, par un plissement circulaire de la couche moyenne se produisant, peut-être, en même temps que le couple 1-1. L'ectoderme en s'invaginant forme une couche bien distincte, sans discontinuité et sans mélange avec la masse lécithique qu'elle refoule tout en la résorbant complètement. La cavité de la gastrula, je le répète, est vide. Ce n'est que plus tard, lorsque l'embryon a pris une forme allongée que les élé-

(1) « Car on est porté à attribuer à la continuation de l'invagination pharyngienne la formation de la couche endodermique que l'on ne voit bien que lorsque la cavité s'est nettoyée. »

ments graisseux réapparaissent et remplissent cette cavité. APPELLOF (1900, p. 86) aurait vu cette réapparition s'opérer de la manière suivante : « Die sich einstulpende Entodermschicht drangt sich ohne ihre epitheliall Verbindung aufzugeben zwischen die Dotterelemente welche auf diese weise in die Gastralhöhle gelangen ». Cette citation diffère peu de l'interprétation faite à ce sujet par le même auteur et que j'ai relatée à la page précédente.

La formation de la gastrula se fait le plus souvent avec régularité, c'est-à-dire que l'ectoderme introversé forme une courbe à peu près parallèle à l'ectoderme extérieur, mais souvent, ainsi qu'APPELLÖF l'a noté et figuré (taf. 2, fig. 12), cette courbe est sinueuse de telle façon qu'une proéminence remplit plus ou moins complètement la cavité de la gastrula. J'ai même vu quelquefois la proéminence très longue et assez mince partager cette cavité en deux chambres. Des cas semblables ne sont pas rares et pourraient donner l'idée d'un plissement normal du feuillet interne, plissement prenant naissance au fond de la cavité gastrulaire. Ces cas, de même que tous ceux où la gastrulation ne se fait pas régulièrement, me paraissent causés par une résorption inégale des éléments lécithiques. Cette résorption se ferait donc parfois plus rapidement en un point de la cavité de la gastrula que dans les autres.

La formation de la couche moyenne, mésoglée, mésoderme ou mésenchyme se produit alors que l'invagination étant terminée l'endoderme se trouve en contact avec la paroi ectodermique de la gastrula. Dès ce moment, l'embryon devient beaucoup plus contractile que dans la période antérieure. Sa forme observée sur le même individu peut passer de la sphère à l'ovale plus ou moins allongé. On ne voit cependant aucune trace de fibrilles musculaires sur les surfaces endo- ou ectodermiques du mésoderme que l'on persiste à considérer chez les Cœlentérés, comme dépourvu de contractilité propre. SPENGEL l'appelle : membrane basale et admet qu'il est sécrété à la fois par l'ectoderme et l'endoderme. Sa destination d'après HERTWIG ne serait que celle d'une mem-

brane de soutien (Stutzlamelle, Stutzsubstanz) et il ne deviendrait contractile que par l'immigration d'éléments musculaires endo- ou ectodermiques. C'est là l'opinion généralement adoptée, opinion que la grande autorité de O. HERTWIG a fait passer à l'état de dogme.

En dehors des faits qui la contredisent, faits que j'ai signalés en **1895** et en **1903**, on peut encore lui opposer d'autres arguments. En premier lieu, c'est sans observation précise et très vaguement, que l'on a avancé que la couche moyenne des Hydrozoaires et des Scyphozoaires était un produit de sécrétion. Les Cténophores ont également une couche de même nature gélatineuse qui est un mésoderme bien défini et quoique cette dernière constatation n'ait pas encore été faite chez les autres Cœlentérés, on ne peut cependant considérer comme n'étant pas soutenable cette proposition exprimée par BOURNE (**1900**, p. 16): « It must be duly borne in mind that mesoblast is nothing more than an embryological segregation of those cells derived in Cœlenterata or Diploblastica animals from one or both of the primary germ layers which are in Cœlomata destined to give rise to the cœlom and the tissues of its walls »; et cette autre de RAY LANKASTER (**1900**, p. 30) : « I think that we are bound to bring into consideration the existence in many Cœlentera of a tissue resembling the mesenchyme of Cœlomocœla. In Scyphomedusœ, in Ctenophora, and in Anthozoa branched, fixed, and wandering cells are found in the mesoglœa which seem to be the same thing as a good deal of what is distinguished as « mesemchyme » in Cœlomocœla ».

D'un autre côté, à l'opinion qui n'accorde qu'un rôle en quelque sorte passif à la couche moyenne, ne peut-on pas objecter le mode de développement de cette dernière chez les Trachyméduses ? Durant ce développement, le déplacement de la vésicule endodermique, la formation de l'ombrelle, du manubrium, du velum, des tentacules, les modifications de forme et de situations successives semblent bien, à mon avis, avoir la mésoglée pour origine. S'il en était autrement, il faudrait admettre que les très minces revêtements endo- et ectodermiques sont capables

à eux seuls de refouler et comme de pétrir la très épaisse masse de Stutzsubstanz qui constitue la presque totalité du corps de la Méduse. De même aussi dans la formation du nodule médusaire des Leptolides, ne voit-on pas la mésoglée faire une saillie, se creuser en coupe pour former la cavité ombrellaire, et au centre de cette cavité pousser en protubérance pour constituer le manubrium ou spadice ?

DÉVELOPPEMENT DU PHARYNX ET DES QUATRE COUPLES DE CLOISONS

Après que la couche moyenne s'est formée, l'embryon vers la cinquantième heure de son développement subit des modifications importantes qui d'abord ne changent en rien sa forme extérieure, laquelle est tantôt ronde, tantôt ovale. On voit seulement le profil de la bouche s'accuser à divers degrés suivant que les contractions sont plus ou moins fortes. Sur les coupes longitudinales on voit apparaître un peu au-dessous du blastopore un pli circulaire de la couche mésodermique. Ce pli ne se forme pas au moyen d'une invagination du stomodœum, car il refoule seulement devant lui la couche épithéliale qui dans cette région conserve toujours sa structure ectodermique (fig. 7 et 8, pl. V). Il résulte de la formation de ce pli qui est la première indication du pharynx un aspect que j'avais interprété (**1903**, p. 371) d'une manière absolument erronée. Le bord supérieur de la couche moyenne entourant le blastopore m'avait paru résulter d'un allongement, d'une expansion accidentelle de cette couche et ne constituait pas, à mon avis, une particularité anatomique. Mes nouvelles recherches m'ont montré, au contraire, que le blastopore reste entouré par ce bord supérieur mésodermique et qu'il persiste ainsi, chez l'embryon, comme ouverture supérieure du pharynx. Dans cette région stomodœale la couche moyenne d'abord simple devient donc bifide par suite de la formation d'un pli transversal. Cet aspect bifide ne se montre pas sur toutes les séries de coupes longitudinales ; il manque en certaines régions et sur celles qui ne sont pas pratiquées suivant une orientation convenable.

Sur des coupes transversales, on remarque qu'en réalité il existe deux plis, un à droite et l'autre à gauche. Ils figurent une gouttière ouverte du côté dorsal (1).

Plusieurs coupes transversales ont été représentées dans le texte de mon précédent travail (**1903**, p. 372).

Exactement au côté ventral, la couche mésodermique de cette gouttière reste en partie unie, confondue avec la paroi stomodœale. Ce n'est que plus tard, alors que la gouttière se sera formée et se sera transformée en véritable pharynx tubuleux, que les deux parois : celle du pharynx et celle du stomodœum, s'isoleront complètement l'une de l'autre.

La gouttière pharyngienne étant formée, le couple ventro-latéral (couple 1-1) apparaît probablement après, par suite de la formation de deux autres plissements ayant une direction oblique de haut en bas et d'arrière en avant (c'est-à-dire en allant du côté dorsal vers les côtés latéraux), direction oblique par conséquent à celle des deux premiers plissements que nous venons de voir donner naissance à la gouttière. Mais je n'ai aucune certitude à ce sujet et j'admets comme possible que la gouttière et le couple 1-1 se soient formés en même temps et qu'ils ne doivent leur origine qu'à deux plissements qui leur sont communs, chacun d'eux : le droit et le gauche étant transversal pour la gouttière et oblique pour le couple 1-1. Il est possible que chaque plissement ait débuté en formant les deux lacunes triangulaires que j'ai décrites et figurées (**1903**).

Je continue cependant (ma description en sera plus claire) à supposer que le couple 1-1 est formé par deux nouveaux plissements obliques à ceux qui ont formé la gouttière.

(1) Il me semble qu'il n'y a aucun inconvénient à conserver ces expressions : ventral, dorsal, bien qu'il n'y ait ni dos ni ventre chez les Actinies. Elles ont été employées par Kolliker pour les individus de Pennatules, avec la même signification que pour les fleurs zygomorphes, c'est-à-dire que cet auteur nomme ventral le côté tourné vers la tige et dorsal le côté opposé. Chez les Hexactinies on nomme ventral le côté qui paraît homologue au côté ventral d'un polype d'Alcyonnaire, c'est-à-dire celui vers lequel sont tournés les muscles unilatéraux du plus grand nombre (six sur huit) des premières cloisons. Les termes sulcus et sulculus préférés par Haddon et d'autres, ne peuvent trouver d'application que chez les Actinies qui ainsi que le *Peachia* ou le *Cerianthus* ont un syphonoglyphe plus développé que l'autre.

Il ne m'a pas été possible même à l'aide de coupes faites sur de très nombreux embryons, de déterminer la limite supérieure de ces derniers plissements, car si vers le bas, dans la cavité du corps, on les voit se terminer par deux forts bourrelets quelquefois visibles de l'extérieur à travers les parois de l'embryon, il n'en est pas de même en haut, où l'extrémité orale de celui-ci subit une déformation remarquable que WILSON (1888) a figurée sans y faire aucune allusion dans son mémoire et dont APPELLOF au contraire fait mention (1900). Cette déformation résulte de ce que la région supérieure et dorsale de la cavité du corps se soulève et surplombe le blastopore, qui de central devient excentrique en étant repoussé du côté ventral. Peut-être s'agit-il là d'un refoulement comparable à ceux que GOETTE (1887-1897) dit avoir vu se produire chez *Aurelia aurita* et qui aboutissent à la formation des poches stomacales ? En tous cas, il ne me paraît pas invraisemblable que les deux nouveaux plissements se rapprochent et se réunissent pour n'en former qu'un seul situé en haut et en avant du refoulement dorsal. Vers le bas, ils se dirigent l'un à gauche et l'autre à droite de la gouttière pharyngienne, y adhèrent et se prolongent inférieurement pour constituer les deux cloisons ventro-latérales, c'est-à-dire le couple 1-1. Ce couple, ainsi que l'a remarqué de LACAZE-DUTHIERS, partage la cavité du corps en deux chambres inégales. La plus grande correspond à la région dorsale dont le sommet, ai-je dit, s'est exhaussé. La petite chambre correspond à la gouttière et à la bouche.

En examinant des séries de coupes transversales faites sur de très jeunes embryons, la direction oblique de dehors en dedans et d'arrière en avant des cloisons 1-1 est manifeste. Chez l'embryon représenté sur la planche V, figures de 14 à 20, une seule de ces cloisons est apparue (fig. 17), l'autre devant apparaître plus tardivement. Cette avance dans la formation de l'une des deux premières cloisons est très fréquente et montre qu'il y a une indépendance relative dans leur formation. Cette indépendance explique l'erreur de H. WILSON qui croyait que le

pharynx se déplaçait pour la formation de l'une et de l'autre cloison 1.

Sur les figures 11, 12, 13, de la planche V les cloisons 1-1 subissent un changement d'orientation; leur obliquité de dehors en dedans et d'arrière en avant diminue, elles tendent à prendre inférieurement la situation transversale et radiale qu'elles auront chez l'adulte. Des exemples semblables se voient dans la planche XIV, figures 64, 63, 66 et planche XV, figures 67, 68 de mon précédent travail (1903).

La longueur et l'épaisseur du revêtement endodermique (entéroïdes) du bord libre de ces deux premières cloisons prennent très rapidement des dimensions relativement grandes. C'est pourquoi on est autorisé à croire que leur apparition a précédé celle du couple dorso-latéral (2-2) et celle du couple dorsal (4-4), bien que des traces de ces quatre dernières cloisons puissent se rencontrer sur les mêmes préparations d'embryons très jeunes. Mais ces cloisons 2-2 et 4-4, sont au début si petites et si peu distinctes que H. Wilson admet qu'elles se forment d'une tout autre façon que les deux premières. Selon cet auteur, tandis que le couple 1-1 prend naissance par contact du pharynx avec les parois du corps, le deuxième couple « appear in the larger chamber as longitudinal ridges of the supporting lamella, which cause no elevation

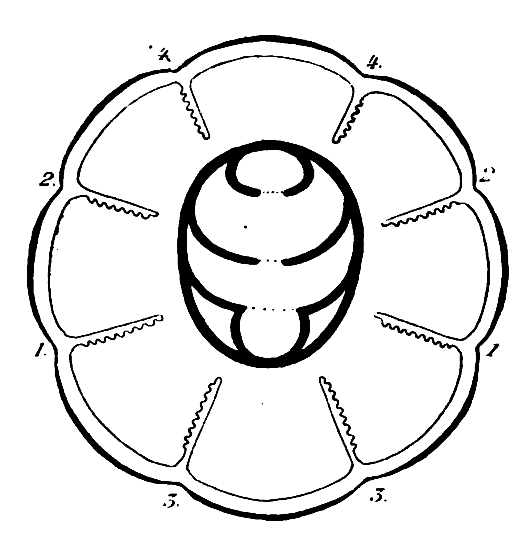


FIG. I. *Au centre :* Disposition schématique des couples au début de leur développement. Le couple 3-3 n'est visible que lorsque la gouttière se rapproche du centre. *A la périphérie :* l'orientation des muscles unilatéraux au stade 8 (c'est-à-dire la période où ces cloisons sont régularisées) est en rapport avec l'obliquité de ces mêmes cloisons chez l'embryon.

of the endoderm » (**1888**, p. 209). D'après le même auteur, p. 207 (**1888**) toutes les cloisons qui naissent ultérieurement se forment de la même manière que le second couple. La remarque qu'il fait que les « ridges of supporting lamella » ne causent pas d'élévation de l'endoderme est d'une grande importance. On en peut déduire que les cloisons ne se forment pas, ainsi qu'on l'admet avec O. Hertwig, par un repli de l'endoderme entraînant avec lui une lame de mésoderme. Dans la planche V, figure 13, on voit un exemple du fait signalé par H. Wilson. Les deux encoches de l'endoderme, au côté ventral, correspondent à la place qui sera occupée par les cloisons 3-3. D'après l'opinion que je viens de rappeler, l'endoderme en ce point devrait, au lieu de deux encoches, présenter deux saillies. Dans la planche XIII, figure 44 (**1903**) j'ai figuré une disposition semblable qui est d'ailleurs fréquente (1).

Aux particularités que j'ai déjà signalées (**1903**, pp. 384 et 390) au sujet du mode de formation des trois couples 2-2 ; 4-4 et 3-3, j'ajouterai que leur origine semblable à celles des paires, c'est-à-dire causée pour chacun de ces couples par une fente produite dans le mésoderme, me semble pouvoir être interprétée d'une façon un peu différente. Cette fente n'est *peut-être* qu'une apparence due à un plissement très oblique n'intéressant qu'une faible épaisseur de la couche moyenne de la paroi et pénétrant graduellement (comme une fente) dans l'épaisseur de cette couche. Le mode d'origine des couples 2-2 ; 3-3 ; 4-4 interprété de cette manière peut également être celui du couple 1-1. D'autre part, l'orientation des couples 2-2 et 4-4 par rapport à l'axe dorso-ventral de l'embryon est au début parallèle à celle du couple 1-1, c'est-à-dire que ces cloisons sont dirigées obliquement de haut en bas, d'arrière en avant et de dehors en dedans. Quant aux cloisons ventrales 3-3 elles sont certainement, parmi les quatre couples, celles qui se sont formées au niveau le plus bas. Tant qu'elles ne se sont pas montrées, la paroi ventrale du

(1) J. Pl. Mc Murrich (**1891**, p. 127) dit : « the lines of origin of the other pairs are indicated by depressions of the endoderm ».

pharynx demeure confondue avec la paroi du corps de l'embryon, la bouche reste excentrique et la région dorsale du corps (c'est-à-dire celle qui est située en arrière du couple 1-1) est plus grande que la région ventrale (c'est-à-dire celle qui est située en avant du couple 1-1). Leur formation fait disparaître cette inégalité d'étendue dans les deux chambres primitives et en même temps disparaît l'obliquité des six cloisons apparues antérieurement. C'est alors aussi que le pharynx d'abord rapproché de la paroi est, par suite de l'allongement et de l'élargissement des quatre couples, transporté exactement au centre de la cavité gastrique, tandis que les huit cloisons deviennent géométriquement rayonnantes.

D'après ce qui précède, il est normal que la chambre dorsale soit en même temps plus large et plus haute que la chambre ventrale. Cependant sur des embryons très épanouis dont le pharynx subit un commencement d'extroversion, il n'y a pas de différence d'élévation entre les deux chambres et le blastopore, quoique excentrique, correspond à peu près au sommet du pôle oral. C'était le cas pour les deux embryons figurés dans mon travail de 1903, planches XII et XIII. Des embryons contractés peuvent aussi présenter des déformations qui pourraient faire croire à des anomalies.

J'ai observé un cas dans lequel les couples 1-1 ; 2-2 ; 4-4, tout en présentant l'obliquité normale montraient, sur des coupes faites de haut en bas, un déplacement vers la gauche, de telle sorte que la cloison 1 de gauche se rapprochait de sa voisine 3 et que du même côté le couple 4-4 se rapprochait de la cloison 2 de gauche. Cette dernière se terminait à la base près de la cloison 1 précédemment désignée. Les cloisons du côté droit suivaient symétriquement celles du côté gauche. Il y avait, en somme, une torsion senestre. Je ne crois pas qu'il s'agisse là d'une véritable anomalie, mais seulement d'une exagération dans le retard très fréquent qui existe dans le développement d'un côté sur l'autre côté. Ce fait mérite néanmoins d'être signalé car il montre que la croissance des deux côtés peut ne pas se faire

en même temps. Cette indépendance relative dans le développement des cloisons est presque normale chez certains Anthozoaires adultes, les Zoanthes par exemple chez lesquels le nombre des cloisons est le plus souvent un peu plus considérable d'un côté que de l'autre. Chez les Cérianthes où les cloisons, ainsi que je l'ai démontré (**1895**), sont disposées en groupes de quatre (quatrosarcoseptes), cette inégalité de nombre est encore plus marquée que chez les Zoanthes. La signification comme preuve d'une indépendance relative de croissance était des plus remarquable dans un spécimen dans lequel j'ai observé que tous les quatrosarcoseptes du côté gauche présentaient une disposition absolument inverse de celle de tous les quatrosarcoseptes de l'autre côté.

La majorité des véritables cas d'anomalie que j'ai eu l'occasion d'examiner chez *Sag. parasitica* et *Ad. palliata,* consistait dans les dimensions plus grandes que prenait la chambre ventrale par rapport à celles de la chambre dorsale. Dans ces cas, le pharynx était situé, suivant la règle, dans la chambre ventrale.

Cause de l'orientation des muscles unilatéraux des cloisons.

On s'est demandé (**1901**, p. 465) quel était le motif de la situation symétrique des muscles unilatéraux (longitudinaux) des cloisons. Pour les paires, la cause de cette disposition s'explique parfaitement par leur mode d'origine (**1903**, p. **390**; fig. XIV). Pour les quatre premiers couples il est très remarquable que la situation des muscles unilatéraux a un rapport précis avec la direction oblique de ces couples à leur origine (voir p. 351, fig. I).

D'autre part, l'orientation des muscles unilatéraux aussi bien sur les couples que sur les paires, ne peut avoir aucune relation avec le fonctionnement de ces muscles. Chez *Aureliana,* j'ai montré (**1895**, pl. I, fig. **1**) que ces muscles peuvent prendre une situation inverse par rapport à l'orientation normale, et même comme chez *Edwardsia Adenensis* (**1895**, fig. 8, p. 123), cette situation peut être quelconque. C'est donc seulement dans leur mode de développement que l'on peut trouver

la cause de l'orientation des muscles unilatéraux. Mc MURRICH (**1891**) a émis l'opinion que les muscles ont déserté la face loculaire des cloisons directrices, la loge ayant besoin d'être large en raison de ses rapports avec le syphonoglyphe. Cette opinion singulière est contredite par le résultat de mes recherches, et en outre elle repose sur une observation inexacte, car chez le *Peachia* (**1895**, pl. IX, fig. 1) le syphonoglyphe, pourtant de très grande dimension, ne se loge que très peu entre les cloisons directrices.

Disque oro-tentaculaire. Stade à 8 tentacules. Origine des paires de cloisons.

J'ai exposé (**1903**) comment le disque oro-tentaculaire devait son origine uniquement à la formation de ces appendices. C'est d'ailleurs à cette origine qu'il doit aussi sa structure histologique différente de celle des autres parties de la paroi du corps. J'ai montré en outre ici même, qu'avant cette formation du disque oro-tentaculaire, la bouche était entourée par un anneau de mésoderme et que le pharynx s'était formé indépendamment de cet orifice dans la partie moyenne du stomodœum (fig. 7 et 8, pl. V). Chez la larve à huit tentacules alors que le disque oro-tentaculaire présente déjà une assez grande surface et à plus forte raison chez l'adulte, on ne retrouve plus trace de l'anneau mésodermique. En même temps que les tentacules se sont montrés, cet anneau a été divisé et comme découpé longitudinalement en autant de tranches qu'il y avait de cloisons et ces tranches ont constitué les lobes péristomiaux terminant la base orale des tentacules. Ces lobes ont augmenté en nombre égal à

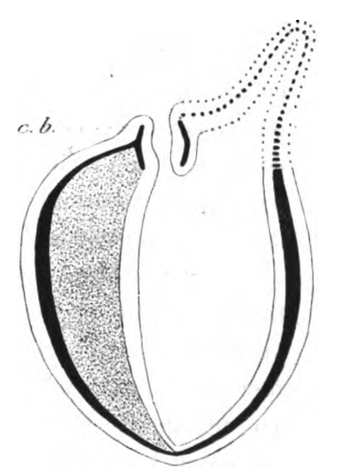


FIG. 11. Cône buccal et formation du disque oro-tentaculaire au stade 8. — *A gauche* : côté d'une cloison avant le développement des tentacules; *à droite* : côté d'une loge avec tentacule ; *c. b.*, cône buccal.

celui des nouvelles cloisons. Chez les Actinies bien épanouies les cavités de ces lobes communiquent les unes avec les autres par les orifices cloisonnaires (canal péribuccal) qui existent chez toutes les espèces de ce groupe. Il me paraît vraisemblable que l'existence de ces orifices a quelque rapport avec la formation des lobes péristomiaux de même que les orifices qui forment un second canal entre les muscles unilatéraux et les parois du corps (canal périseptal) doivent avoir une relation avec la formation du disque pédieux. En effet, je n'ai pas observé de canal périseptal chez les Actinies dépourvues de disque pédieux: *Peachia*, *Ilyanthus*, etc., tandis qu'il en existe constamment chez toutes les Actinies non pivotantes.

Le stade à huit tentacules durant lequel apparaît le disque oral a été constaté chez toutes les Hexactinies dont on a suivi le développement. A cette période dont la durée peut être très courte, quelques jours chez *Sag. parasitica* ou très longue, un ou deux mois chez *Adams. palliata* l'embryon ne peut être comparé d'une façon absolue à une Edwardsia adulte car celle-ci a toujours, ainsi que je l'ai démontré, au moins seize cloisons dont huit rudimentaires (1).

S'il ne paraît pas douteux que l'apparition des huit premiers tentacules soit une conséquence du passage de la vie errante à la vie fixée de l'embryon, il n'en est pas de même pour l'augmentation du nombre des cloisons au-delà de huit. Durant la vie pélagique ce nombre pourrait augmenter jusqu'à vingt-quatre si l'on s'en rapporte au mémoire de E. VAN BENEDEN (1897) sur les Anthozoaires de la Plankton-Expedition. D'après cet auteur, les larves recueillies étaient toutes totalement dépourvues de tentacules et avaient de huit à vingt-quatre cloisons. Chez les larves à vingt-quatre cloisons, les couples 5-5 et 6-6 n'étaient pas encore complètement formés et les six paires de

(1) J. PL. Mc MURRICH (1904, p. 218) dit très inexactement que c'est ANDRES (1880) qui le premier a observé la présence de cloisons rudimentaires dans une Edwarsie. ANDRES n'a observé que huit cloisons et d'après la légende de sa figure 7 il a voulu figurer en coupe la base des seize tentacules. J. PL. Mc MURRICH lui-même ne se serait certainement pas hasardé à voir autre chose dans cette figure s'il n'avait pas pris connaissance de mon travail de 1895, p. 112.

deuxième ordre étaient encore plus réduites. L'absence de tentacules chez des larves aussi développées ne peut être attribuée au peu d'utilité qu'auraient ces appendices durant la vie libre, puisque on en trouve chez les Méduses et aussi chez les *Arachnactis*. La vie fixée n'en paraît pas moins une condition beaucoup plus favorable à leur production plus nombreuse. Chez certaines Actinies pivotantes pouvant véritablement ramper et s'enfoncer de nouveau (*Peachia, Halcampa, Ilyanthus*), les tentacules et les cloisons sont en effet comparativement moins nombreux que chez la plupart des Actinies fixées.

Il est vraisemblable que dans la vie libre nageante des *Arachnactis* ou dans la vie en partie rampante, en partie fixée du *Peachia*, de l'*Halcampa* et de l'*Ilianthus*, les tentacules ne servent qu'à la préhension de proies mortes ou presque dépourvues de moyens de défense. Des cloisons musculaires très nombreuses et très puissantes ne leur sont donc pas très nécessaires. Leurs cloisons sont d'ailleurs dépourvues de muscles pariéto-basilaires. Les Actinies fixées bien que se déplaçant parfois au moyen de leur pied adhésif, possèdent toujours au moyen de cet organe un point d'appui très résistant, durant les contractions des muscles pariéto-basilaires et unilatéraux de leurs très nombreuses cloisons. Le fonctionnement des tentacules acquiert ainsi chez elles une plus grande importance que chez les Actinies pivotantes, pour la préhension, le maintien et le transport dans le pharynx de proies volumineuses et se défendant vigoureusement.

J'ai décrit le développement des paires de cloisons (**1903**, p. 390, 393, fig. XI, XII et XIV du texte). J'y reviens encore une fois pour ajouter quelques nouveaux exemples à ceux que j'ai déjà rapportés et aussi pour modifier en partie l'interprétation que j'en ai donnée. Ces exemples se rapportent à un *Palythoa*, à trois Cérianthes et à un Madreporaire; je les signale ici, parce qu'ils ont même signification que ceux que j'ai déjà notés chez les Hexactinies. Ils viennent confirmer mon opinion qui est que : les deux cloisons constituant une paire ne se forment pas indé-

pendamment l'une de l'autre ; elles sont à l'origine réunies en une seule lamelle qui, par rapport à la paroi du corps, présente un aspect pouvant se comparer à la corde d'un arc. C'est cette corde qui en se rompant en son milieu formera la paire de cloisons. Voici ces faits qu'il est assez rare d'observer, probablement par suite de la rétraction habituelle de la partie du corps (région péripharyngienne) où il est seulement possible de les constater. Cette rétraction est difficile à éviter malgré toutes les précautions techniques.

Chez un *Palythoa*, G. Muller (1884, fig. 3) représente une coupe pratiquée en haut de la région pharyngienne. On y voit une paire de cloisons microseptales soudées en arc par leurs bords qui normalement sont libres. Ce genre de cloisons n'atteint jamais le pharynx. E. van Beneden (1897, pl. IV, fig. 4 et pl. XIII, fig. 2, 3, 4, 5 et aussi p. 129, fig. XXVI) figure des paires soudées en arc chez des Cérianthides dont les points de multiplication étaient multiples. Chez ces spécimens, à mon avis, la formation des cloisons s'est trouvée ralentie par suite de la multiplicité de ces points, de telle sorte qu'elle a laissé trace de son processus, lequel reste inaperçu dans les conditions ordinaires du développement. Enfin Duerden (1902, fig. 6, p. 62) a représenté deux paires de cloisons en arc chez un Madrépore. En outre il me semble probable que les quatre schémas de la figure 8, page 63 du même travail, représentant des coupes prises à différents niveaux d'un polype isolé, se rapportent également à la formation d'une paire de cloisons. Il s'agit d'une cloison qui se partage en deux nouvelles ; au sommet de la cavité du corps elle figurait sans doute une corde dont une portion de la paroi était l'arc.

J'avais expliqué (1903, p. 391) la formation de la petite cavité comprise entre la paroi et la lamelle mésodermique formant la corde de l'arc, en présentant cette formation comme une sorte de schizocœle, schizocœle qui plus tard se serait transformé en loge. Ce que j'ai observé chez *Bunodes thallia*, *Peachia hastata* *Sag. parasitica* et *Ad. palliata* semble indiquer en effet que le

développement des paires de cloisons s'est passé d'après ce processus, mais comme la cavité de la future loge se trouvait toujours, dans ces exemples, ouverte en bas et quelquefois en haut de la colonne, je crois pouvoir donner une seconde interprétation de son origine. Cette interprétation est d'ailleurs la même que celle que j'ai exposée ici même, page 352 pour les couples 2-2, 4-4, 3-3, c'est-à-dire que la fente schizocœlique n'est peut-être qu'une apparence due à un plissement très oblique vers le haut, n'intéressant qu'une faible épaisseur de la paroi mésodermique. Ce plissement s'élargirait aux dépens de cette paroi et prendrait les dimensions d'une loge, et en se rompant du côté intérieur formerait une paire de cloisons.

Cycles tentaculaires.

La formation des cycles tentaculaires à partir du stade 12 a été présentée comme se passant d'après de nombreuses lois compliquées (**1901**). En réalité, d'après mes conclusions pourtant déjà anciennes (**1895**), cette formation se produit d'une manière logique et assez simple, et il n'est pas nécessaire pour l'exposer de traiter le sujet algébriquement comme cela a été fait.

Pour la comprendre (**1895**, p. 95, fig. 6) il faut se rappeler que les paires de cloisons arrivées au terme de leur développement sont disposées d'après leur ordre de dimension et que les tentacules, les uns loculaires, les autres interloculaires, ont toujours, au terme de leur développement, des longueurs en rapport avec l'ordre de dimension des loges et interloges dont ils sont les prolongements. En d'autres mots : la symétrie radiaire des ordres de paires de cloisons sera toujours reproduite par les prolongements loculaires et interloculaires des loges et interloges (1).

Il faut se rappeler en outre, que dans le développement d'un nouveau cycle :

a) Les nouvelles paires ne naîtront pas au milieu des inter-

(1) La symétrie biradiale ne sera révélée à l'extérieur que par les deux commissures buccales.

loges mais sur un des côtés de celles-ci, chaque paire nouvelle divisant une interloge du stade précédent en trois parties : une loge et deux interloges. Le tentacule de l'interloge ainsi divisé est destiné à prolonger *l'une* des deux nouvelles interloges. Les deux autres parties auront donc à acquérir chacune un tentacule (un loculaire et un interloculaire).

b) Les tentacules loculaires tendent toujours à prendre une longueur et une situation en rapport avec l'ordre de dimension des loges dont ils sont les prolongements.

c) Les interloculaires restent toujours plus petits que les loculaires nés soit avant, soit en même temps, soit après eux. Leurs dimensions, plus petites que celles des loculaires, sont en rapport avec les dimensions des interloges, dimensions toutes plus étroites au début, que celles de toutes les loges surmontées de tentacules. Leur situation au rang le plus extérieur des cycles tentaculaires régularisés (Cycle 12 = 6 locul + 6 interloc. Cycle 24 = 12 locul. + 12 interl. Cycle 48 = 24 locul + 24 interl., etc.) résulte de ce que les interloges sont les parties du corps où l'accroissement s'est produit en dernier lieu.

Il sera maintenant facile de comprendre (**1895**, p. 95, fig. 6) en se reportant aux paragraphes *a*, *b*, *c* qui précèdent, que pour la formation d'un nouveau stade tentaculaire, exemple : pour que le stade 6 loculaires + 6 interloculaires passe au stade 12 loculaires + 12 interloculaires :

a) Il doit apparaître un loculaire et un interloculaire à côté de chacun des six interloculaires du stade 6 locul. + 6 interl.

b) Les six loculaires nouveaux, en grandissant, acquerront une longueur et une situation sur le disque tentaculaire en rapport avec la dimension des six loges de deuxième ordre dont ils sont les prolongements.

c) Les six interloculaires nouveaux en grandissant, ne dépasseront pas la longueur des interloculaires anciens et seront avec eux relégués au dernier rang, rang qui est en rapport avec la dimension des interloges toutes plus étroites que celles des loges surmontées de tentacules.

CONCLUSIONS (Développement).

La segmentation irrégulière aboutit à une blastula remplie de substance lécithique. Cette blastula, d'abord de forme irrégulière, bosselée, devient sphérique, se couvre de cils et se perce d'un et parfois de plusieurs orifices. Elle présente alors l'aspect extérieur d'une planula. Elle ne possède cependant que l'ectoderme formé de cellules se confondant à l'intérieur de la cavité avec la substance lécithique. Cette planula se transforme en gastrula par une invagination typique ayant pour point de départ un orifice de la surface. L'invagination est complète malgré la présence de la masse de nutrition intérieure. Cette masse réapparaît plus tard dans la cavité de l'embryon. Une couche moyenne contractile se forme dès que la gastrulation est terminée et presque en même temps le pharynx prend naissance non pas par invagination du blastopore, mais par un plissement de la couche moyenne, dans la région médiane du stomodœum. Le couple 1-1 apparaît, peut-être formé par le même plissement, peut-être aussi par un plissement indépendant, oblique de haut en bas et d'arrière en avant. La formation de ce couple 1-1 peut s'interpréter, de même que celle des couples 2-2, 4-4 et 3-3, comme résultant de plissements obliques du mésoderme de la paroi. Ces plissements, à leur point d'origine, pénétreraient comme des fentes dans l'épaisseur du mésoderme. Le couple 3-3 apparaît un peu plus bas et, semble-t-il, plus tardivement que les trois autres couples. *Il me semble probable que la formation du pharynx n'est pas indépendante de celle des couples du stade* 8. *Ce sont peut-être ces cloisons qui l'ont formé.* A partir du stade 12 les paires de cloisons se forment de chaque côté de l'axe commissural par des processus semblables à ceux qui, sur cet axe, ont pu donner naissance aux quatre couples de cloisons du stade 8.

PHILOGÉNIE DES HEXACTINIES, AFFINITÉS

On peut imaginer que les Anthozoaires ont eu un ancêtre *pro-Edwardsia* (BOURNE, **1900**, p. 55) à symétrie bilatérale et aussi biradiale, pourvu seulement de huit mésentères. De cette forme serait descendu l'*Edwardsia* qui avec huit cloisons complètes a toujours au moins deux paires de cloisons de second ordre et le *pro-Halcampa* qui aurait eu six paires de cloisons (stade 12). Ces deux formes auraient donné parallèlement naissance, d'un côté aux Héxactinies régulières par l'*Halcampa*, et de l'autre côté par l'*Edwardsia* aux genres ne présentant pas la symétrie hexamérale, tels que *Gonactinia*, *Ovactis*, etc., ainsi qu'au genre *Scytophorus* et *Peachia* pourvus d'un syphonoglyphe ventral très développé. Du *pro-Edwardsia* seraient aussi descendus les Antipathaires, les Cérianthes, les Zoanthes. Mais quels sont les rapports de parenté, c'est-à-dire morphologiques, des Hexactinies avec certains autres Cœlentérés ? Se rattachent-elles au scyphistome, à l'Hydre ? au groupe disparu des *Tetracorallia* ? Y aurait-il même un rapprochement à établir entre elles et les Annelés et Chordés comme le suggèrent A. SEDGWICK et E. VAN BENEDEN ? En traitant ces questions je ferai mieux ressortir les conclusions de ce travail, et ces conclusions elles-mêmes, seront amplifiées.

Les Acalèphes qui ont en commun avec les Hydroméduses les caractères suivants : forme polypoïde et une forme médusoïde avec présence d'un manubrium et d'une ombrelle tentaculée, en différeraient par des traits importants parmi lesquels : la présence chez le scyphistome et chez la méduse ascrapède, de quatre poches gastriques avec quatre cordons saillants (columelles et tœnioles chez l'adulte). Chez le Scyphistome, il y aurait même au début, d'après GOËTTE (**1897**) un stomodœum invaginé. Ce dernier caractère surtout a fait réunir les Acalèphes aux Anthozoaires dans un même groupe : les *Scyphozoaires*. Mais, d'après les recherches de W. HEIN (**1900** et **1902**), GOËTTE se serait

trompé, car chez la larve d'*Aurelia aurita* il n'y a pas de pharynx ectodermal et le blastopore persiste comme bouche définitive ; et après la formation des quatre premiers tentacules il apparaît quatre enfoncements interradiaux auxquels participe la *Stutzlamelle*. Ces quatre enfoncements pénètrent dans la cavité gastrique pour former les cloisons. Les quatre poches gastriques du Scyphistome résultent de la formation de ces cloisons et par conséquent elles apparaissent avec ces dernières. Il faut ajouter que HEIN (1902) a vu que chez *Cotylorhyza tuberculata*, de même que chez *Aurelia aurita*, il se produisait une invagination typique.

Ces faits autorisent à rapprocher, comme le suggère HEIN, les Acalèphes des Hydroméduses.

Si nous comparons le pharynx de l'Hexactinie adulte avec ce qui, d'après mes conclusions, lui serait homologue chez le Scyphistome, c'est-à-dire la partie très restreinte limitée par le sommet des quatre cloisons, on voit que chez l'un et l'autre organisme, le pharynx et ce qui le représente chez le Scyphistome résultent vraisemblablement de la formation des cloisons. J'ai dit, en effet, page 361, que chez les Hexactinies le pharynx n'était *vraisemblablement* pas une formation indépendante de celle des quatre premiers couples. Jusqu'à quel point, d'ailleurs, peut-on assimiler ces quatre couples avec les quatre cloisons du Scyphistome ? Chez ce dernier les cloisons sont au nombre de quatre, disposées en croix, radialement. Chez les embryons d'Hexactinies, les quatre couples sont au contraire placés à la suite les uns des autres suivant l'axe qui passe entre les cloisons de direction. Bien que la disposition des parties soit totalement différente, il y a cependant similitude entre le nombre et le mode vraisemblable de formation des couples et ce même nombre et cette formation chez les cloisons du Scyphistome (1).

C'est aux Hydrozoaires d'où dérivent les Acalèphes que nous

(1) Les quatre plissements qui forment les quatre couples peuvent être considérés comme résultant d'autant d'enfoncements du pôle oral. Ce qui, vu de l'intérieur de la cavité gastrique apparaît comme plissement saillant, présentera l'aspect d'un enfoncement, d'une dépression si on l'examine de l'intérieur. L'expression : plissement me paraît mieux correspondre à ce qui se produit.



comparerons maintenant l'embryon des Héxactinies. Chez *Adamsia palliata* et *Sagartia parasitica*, le blastopore ne s'invagine pas, et avant la formation du disque oro-tentaculaire, avant même la formation des premières cloisons, ce blastopore reste placé au-dessus du stomodœum et est comparable au cône buccal de l'Hydre. Je dois même noter que HEIN a observé que le blastopore du *Cotylorhyza* est le plus souvent situé sur un côté du pôle oral. La couche épithéliale qui revêt le stomodœum de l'embryon d'Hexactinie conserve, il est vrai, une structure ectodermique que ne présenterait pas l'entrée de la cavité digestive de l'Hydre. Peut-être ne faut-il pas attacher à cette différence une très grande importance? L'ectoderme stomodœal de l'Hexactinie doit, d'ailleurs, son origine à la gastrulation et non pas à une introversion secondaire, comme on le croyait jusqu'à présent.

Durant leur développement les Hexactinies présentent donc des caractères qui leur sont communs d'un côté avec les Acalèphes et de l'autre avec les Hydroïdes. Ainsi que les premiers, les embryons d'*Adamsia palliata* et de *Sagartia parasitica* montrent quatre plissements, disposés il est vrai, très différemment dans l'un et l'autre groupe. Ainsi que les Hydroïdes, ces mêmes embryons sont pourvus d'un hypostome correspondant morphologiquement au manubrium des Ascrapèdes et à celui des Craspédotes. En ce qui concerne le pharynx des Hexactinies il ne serait pas, d'après ce qui a été dit plus haut, formé indépendamment des couples de cloisons et, en raison de son origine, sa présence ne constituerait pas une distinction importante entre les Anthozoaires et les Acalèphes adultes. Quant aux tentacules des Hexactinies, leurs bases dont l'ensemble forme le disque oral, s'étendent jusqu'à l'hypostome et le découpent en lobes buccaux. Chez les Hydroméduses et les Acalèphes les couronnes tentaculaires se forment à une distance plus ou moins grande de l'hypostome et du manubrium, indépendamment d'eux et sans leur envoyer de prolongements. En d'autres termes, chez les Acalèphes, de même que les bords libres des cloisons ne se rapprochent pas à un degré suffisant pour cons-

tituer un pharynx comparable à celui des Hexactinies, de même aussi leurs tentacules restent trop distants de la bouche pour former un disque oro-tentaculaire semblable à celui de ces Anthozoaires. Toutes ces considérations notamment : la présence chez les Hexactinies d'un cône buccal et celle d'un pharynx formé par un processus autre que celui de l'invagination et qui paraît concomitant avec la formation des couples de cloisons, nous conduisent à cette nouvelle conclusion : *Le groupe des Scyphozoaires tel que le décrivent* GOETTE (1897) *et* DELAGE *et* HÉROUARD (1901) *doit être supprimé.*

Les recherches faites sur la structure des Tétracorallia n'ont pas encore permis de décider si, tout à fait au début de leur développement, ces coraux avaient été tétramères ou hexamères. D'après LUDWIG et DE POURTALÈS (1871) et contrairement à KUNTH (1869), la disposition tétramère proviendrait de la transformation d'un arrangement des septes primitivement au nombre de six, ce qui suppose douze sarcoseptes. DUERDEN (1902) partage cette opinion et montre d'après l'examen qu'il a fait du squelette du *Lobophyllum* que les *Tetracorallia* sont alliés aux Zoanthes actuellement vivants. Chez ces derniers les recherches de E. VAN BENEDEN (1890) et de Mc MURRICH (1891) auraient établi qu'antérieurement au stade 12, l'embryon a probablement passé par une phase à six cloisons complètes. J'ai moi-même (1895, pl. X fig. 3, 4, 5) figuré des coupes d'un très jeune *Polythoa sulcata* montrant à la base du polype deux cloisons qui paraissent être homologues au couple 1-1. Le même embryon était pourvu de six à huit cloisons à des niveaux plus rapprochés du pharynx (1).

(1) En se reportant à ce que j'ai exposé au sujet de l'orientation oblique, non radiale des premières cloisons, on verra que les figures des *Traités de Zoologie* (1900, fig. 23, et 1901 page 655) représentant les coupes transversales de jeunes Zoanthes, sont inexactes. Ces cloisons y sont toutes dirigées radialement vers le centre, alors que le couple 1-1 de même que le couple 2-2 doivent avoir une même inclinaison oblique sur l'axe commissural comme dans mon schéma I page 351. Les figures de E. VAN BENEDEN (1890, pl. XV, fig. 1, 4) et les miennes (1895, pl. X, fig. 3) faites d'après nature montrent bien qu'il doit en être ainsi. La même observation s'applique aux figures de ces mêmes *Traités* représentant la disposition de premiers couples chez les Hexactinies (1901, p. 481, et 1900, p. 42, fig. 20)

A mon avis, le peu que l'on sait de l'embryogénie des Zoanthes et de la structure primitive des *Tetracorallia* autorise, jusqu'à présent, à conclure que le début de leur développement est semblable à celui des Hexactinies. Cette conclusion donne un appui aux conjectures que j'ai émises au sujet de la formation des premiers septes chez les *Tetracorallia* (**1903**, p. 381). D'après ces conjectures, la disposition tétramère est primitive chez ces derniers.

Il reste à examiner s'il est possible d'établir un rapprochement entre l'embryon d'Hexactinie, tel qu'il se présente avant la régularisation de ses quatre premiers couples de cloisons (fig. I, p. 351) et celui d'un organisme annelé. Je rappelle d'abord que A. Sedgwick (**1884**) a émis l'hypothèse que la bouche et l'anus des animaux supérieurs dériveraient d'une ouverture en fente allongée, comparable à l'orifice buccal des Anthozoaires, l'une des deux extrémités de l'orifice servant pour l'entrée de l'eau et l'autre pour sa sortie. Cette différenciation se manifesterait chez le *Peachia* jusqu'à constituer deux ouvertures distinctes. D'après le même auteur, le blastopore et une partie de l'aire d'accroissement des embryons du *Peripatus*, des Aunélides et des Arthropodes seraient homologues avec la bouche des Actinies. A. Sedgwick suppose en somme que le disque oro-tentaculaire des Anthozoaires est comparable avec la face neurale des Annelés. E. van Beneden (**1891**) s'est rallié à l'opinion de A. Sedwick et d'après lui les diverticules cœlomiques se forment par paires comme les loges des Cérianthides; c'est ainsi que toute nouvelle paire de cloisons apparaissant chez le Cérianthe en arrière des cloisons nouvelles peuvent s'homologuer à deux cloisons intersegmentaires des Artiozoaires. En **1897**, E. van Beneden étend la comparaison à l'*Amphioxus*.

Les *Arachnactis* et les Cérianthes sur lesquels sont basées les considérations de E. van Beneden diffèrent grandement des Hexactinies, bien que la formation de leurs cloisons au stade 8 paraisse semblable, ainsi que j'ai tenté de le démontrer (**1895**) après Mc Murrich et E. van Beneden (**1891**). En outre, ce

que l'on sait de l'embryogénie du pharynx des Cérianthides diffère trop de ce que j'ai observé au sujet de l'*Adamsia palliata* et du *Sagartia parasitica*, pour que les réflexions qui vont suivre, et qui concernent les Hexactinies puissent leur être appliquées.

Celles-ci sont remarquablement représentées à ce point de vue par le *Peachia* dont le disque oro-tentaculaire a été comparé par A. SEDGWICK au blastopore en fente du *Peripatus*. Cette Actinie qui possède seulement douze cloisons complètes et un syphonoglyphe dont les dimensions sont singulièrement développées (**1895**, pl. IX et pl. XII), et lequel, ainsi que je l'ai exposé (**1903**), est constitué par la gouttière ventrale primitive de l'embryon, me paraît, entre toutes les Hexactinies, celle dont l'étude embryogénique permettrait le mieux de résoudre bien des faits que le présent travail n'a pu éclaircir.

Au début du stade 8, alors que la région dorsale est plus développée que la région ventrale et que le pharynx est encore en contact avec la paroi du corps, la symétrie n'est ni radiaire, ni biradiaire ; elle est uniquement bi-latérale comme chez les Artiozoaires. Il y a deux côtés distincts l'un de l'autre que l'on peut désigner conventionnellement sous les noms de gauche et droit, puisque l'une des extrémités de l'axe qui passe entre les cloisons de direction est spécialisée par la présence du pharynx excentrique. En outre, non seulement les couples ne rayonnent pas autour de l'axe longitudinal du corps, mais les huit cloisons ne se répètent pas toutes exactement à la même hauteur le long de cet axe. Deux couples 1-1 et 3-3 se montrent à deux niveaux différents.

Les quatre premiers couples sont distribués en ligne, les uns à la suite des autres. Il y aurait là peut-être une véritable métamérisation, si on admet que les quatre couples résultent d'autant de plissements du mésoderme; car on sait (CH. SEDGWICK-MINOT) que des répétitions sériales d'organes ectodermiques ou endodermiques sans segments mésodermaux ne constituent pas, morphologiquement, une métamérisation.

INDEX BIBLIOGRAPHIQUE

1880. ANDRES (A.). Intorno all'*Edwardsia Claparedii.* (*Atti R. Acad. Lincei.*) Roma.

1900. APPELLÖF. Studien über Aktinien-Entwicklung. (*Bergens Museums Aarbog* n 1.)

1890. BENEDEN (E. van). Une larve voisine de la larve de Semper. (*Arch. de Biologie*, vol. X.)

1891. — Recherches sur le développement des *Arachnactis*. Contributions à la Morphologie des Cérianthides. (*Bull. Acad. R. Belgique.*)

1897. — Les Anthozoaires de la Plankton-Expedition.

1892. CLAUS. Ueber die Entwicklung der *Scyphistoma*, *Cotylorhyza*, *Aurelia*, *Chrysaora*. (*Arb. zool. Inst. Wien*, Bd. X.)

1901. DELAGE et HÉROUARD. Zoologie concrète. Les Cœlentérés.

1902. DUERDEN (J.-E.). Increase of mesenteries in *Madrepora* beyond the protocnemic stage. (*Johns Hopkins. Univ. Circ.*)

1902. — Relationships of the *Rugosa* (*Tétracorallia*) to the living Zoantheœ. (*Johns Hopkins Univ. Circ.*)

1895. FAUROT (L.). Etudes sur les Actinies. (*Arch. zool. exp.* (3) vol. XIII.)

1903. — Développement du pharynx, des couples, des paires de cloisons. (*Arch. zool. exp.* (4) vol. I, p. 359-399, pl. XII-XV.)

1887. GŒTTE (A.). Entwicklungsgeschichte der *Aurelia aurita*, *Cotylorhyza tuberculata*. Leipzig.

1897. — Einiges über die Entwicklung der Scyphopolypen. (*Zeitsch fur wiss Zool.* Bd LXIII.)

1879. JOURDAN. Recherches anatomiques et histologiques sur les Zoanthaires.

1900. HEIN (W.). Untersuchung über die Entwicklung von *Aurelia aurita*. (*Zeitsch. fur wiss Zool.* Bd LXVII.)

1902. — Bemerkungen zur Scyphomedusen. (*Zool. anz.* Bd XXV, p. 637-645.)

1873. KOWALESKY. Extrait des observations sur l'embryogénie des Cœlentérès. Traduit du russe par Marion

1884. — Zur Entwicklungsgeschichte der *Lucernaria*. (*Zool anz.* Bd VII, p. 712-717.)

1872. LACAZE-DUTHIERS (de). Développement des Coralliaires. (*Arch. zool. exp.*, vol. I.)

1884. MULLER (G.). Zur morphologie der Scheidewande bei einigen *Palythoa* und *Zoauthus*. Heidelberg.

1891. MURRICH (J. PL. mc.). Contributions on the morphology of the Actinozoa. Philogeny of the Actinozoa. (*Journ. of Morphology*, vol. IV.)

1900. RAY LANKASTER. A treatise of Zoology *Cœlenterata*. London.

1884. SEDGWICK (A.). On the origin of metameric segmentation. Quaterly. Journal.

1888. WILSON (H.-V.). On the Development of *Manicina areolata*. (*Journ. of Morphology*. Vol. II, nº 2.)

EXPLICATION DE LA PLANCHE IV

(Ces figures sont faites d'après des préparations d'embryons de *Sagartia parasitica*. L'examen des coupes d'embryons d'*Adamsia palliata* ne m'a montré aucune différence embryogénique importante.)

FIG. 1. Segmentation irrégulière.

FIG. 2 et 3. Coupes à travers deux blastula.

FIG. 4. Blastula entière à la même période que 2 et 3.

FIG. 5. Coupe d'une planula. Les prolongements en culs de sacs n'ont pas de parois bien distinctes comme sur cette figure. A l'intérieur, coupe transversale d'un second orifice.

FIG. 6. Gastrula. Les globules lécithiques n'ont pas encore été absorbés complètement.

FIG. 7. Formation du plissement au-dessous du blastopore.

FIG. 8. Coupe d'un embryon plus âgé. Les cellules lécithiques réapparaissent dans la cavité. Coupe suivant le plan dorso-ventral.

FIG. 9 à 13. Coupes à intervalles espacés entre le pôle oral et le pôle aboral. En 10 une des cloisons du couple 2-2. En 11 une des cloisons du couple 1-1. En 12 et 13, couple 1-1.

FIG. 14 à 20. Coupes *eadem*. Embryon plus jeune que le précédent. Une seule cloison 1 est apparue en 17.

ARCHIVES DE ZOOLOGIE EXPÉRIMENTALE ET GÉNÉRALE
IV[e] Série, Tome VI, p. 371 à 488
15 Mai 1907

BIOSPÉOLOGICA

I

ESSAI
SUR LES PROBLÈMES BIOSPÉOLOGIQUES

PAR

ÉMILE G. RACOVITZA
Sous-Directeur du Laboratoire Arago (Banyuls-sur-Mer).

TABLE DES MATIÈRES

AVANT-PROPOS

En 1904, le vapeur du laboratoire Arago, le « Roland », effectuait des recherches océanographiques aux Baléares sous la direction de M. Pruvot et avec le concours de M. Odon de Buen, professeur à l'Université de Barcelone. Quelques jours devaient être distraits du temps consacré aux recherches marines pour l'exploration des célèbres grottes du Drach, de Majorque.

Effectivement, le 15 juillet le bateau mouillait à Porto-Cristo et le lendemain nous étions dans la Cueva del Drach. Trois jours de chasse me fournirent un certain nombre de Cavernicoles, aussi bien terrestres que d'eau douce. Parmi ces derniers, un Isopode, aveugle, incolore, pourvu de longs appendices, me frappa surtout par sa ressemblance avec des formes marines. Son étude approfondie me montra qu'il appartenait à la famille des Cirolanides et je le décrivis (**1905**) sous le nom de ***Typhlocirolana Moraguesi***. n. g., n. sp.

La présence de ce Crustacé à parents marins dans les eaux douces de la grotte, les caractères qui le différenciaient des Cirolanes lucicoles, l'empreinte si forte du milieu obscur sur toute son organisation, suscitèrent dans mon esprit nombre de questions qui me paraissaient du plus haut intérêt.

Je me suis mis à rechercher leur solution dans les œuvres de mes confrères et je me suis adressé en premier lieu aux traités de biogéographie. J'ai consulté les ouvrages les plus nouveaux comme les plus anciens (SCHMARDA, HEILPRIN, WALLACE, TROUESSART, BEDDARD, KIRCHHOFF, JACOBY, KOBELT, RATZEL, etc.) et j'ai constaté, avec étonnement, que la plupart ne mentionnaient même pas les êtres cavernicoles et que les autres s'en débarrassaient en peu de mots, non toutefois sans faire ressortir l'insignifiance de cet « habitat » et la faible importance de sa faune. Une phrase de RATZEL (**1902**, p. 588) exprime bien cette manière de voir qui est générale chez les biogéographes : Zu

den Zersplitterten und Zusammengeschrumpften Lebensräumen gehören endlich auch die Reliktenseen..... und die..... Höhlentier und Höhlenpflanzenwelt.

Le domaine souterrain serait donc aussi insignifiant par le peu d'espace qu'il occupe sur terre que par le faible nombre des êtres qui l'habitent ; ce ne serait qu'une sorte de « bizarrerie » de la nature. Or, il n'est pas d'idée plus fausse !

Revenu bredouille de cette chasse aux renseignements dans les traités, je me suis rabattu sur les mémoires des spécialistes ; d'abord, naturellement, sur les travaux d'ensemble (Packard, Hamman, Viré, Chilton, Joseph, etc.) puis sur les travaux spéciaux. Ce fut long, car les publications ne manquent pas sur le sujet ; et je m'arrêtai non point faute de « munitions » — je suis loin d'avoir consulté tout ce qui a été écrit sur les Cavernicoles — mais parce que je suis arrivé à la conviction que je ne trouverais pas de réponse précise à mes questions et parce que je suis sorti de ces lectures littéralement affolé. Dans aucune des questions que mes études professionnelles m'ont incité à approfondir, je n'ai encore constaté semblables incertitudes et contradictions, pareil enchevêtrement de faits bien observés, d'hypothèses injustifiées, de suppositions légitimes, d'erreurs manifestes, d'observations non contrôlées, de généralisations hâtives, en un mot, pareil chaos inextricable de faits, de théories et d'erreurs.

Les confrères qui ne sont pas au courant de ces questions pourraient me taxer d'exagération, et attribuer mon affolement à une cause subjective ; je vais leur démontrer que cette cause est objective en citant, au hasard du souvenir, un certain nombre de ces opinions contradictoires, erreurs manifestes et théories justifiées ou non, avec le manque d'ordre dans lequel elles sont consignées dans les mémoires des spécialistes.

La vie à l'obscurité complète produit nécessairement la cécité (Packard). La cécité n'est pas produite nécessairement par la vie à l'obscurité complète (Semper). Il est impossible que l'obscurité soit la cause efficiente de la cécité qui doit être produite

par des facteurs inconnus (HAMMAN). Les grottes ne sont pas complètement obscures, ce qui explique la présence de Cavernicoles pourvus d'yeux (HAMMAN). Il règne une obscurité complète dans les grottes profondes (VERHOEFF).

Les Cavernicoles actuellement aveugles ont perdu leurs yeux après leur immigration dans les grottes (PACKARD, VIRÉ). Les Cavernicoles aveugles descendent de formes lucicoles déjà aveugles ou à yeux rudimentaires (EIGENMANN). L'œil disparaît par arrêt de développement (KOHL), par dégénérescence phyletique (EIGENMANN), par atrophie (PACKARD). Les caractères spéciaux des Cavernicoles furent acquis par évolution lente (DARWIN), par évolution rapide (PACKARD), par variations brusques (EIGENMANN). « Dès qu'un animal est soumis au régime de l'obscurité, ses organes se modifient, *et cela dès la première génération* » (VIRÉ, **1899**, p. 113, lignes 11). On voit les types changer peu à peu « par une suite de transitions *absolument graduelles* » (le même VIRÉ, **1899**, p. 113, ligne 20).

La lutte pour l'existence est nulle dans les grottes (DARWIN, PACKARD) ; elle est très violente (CHILTON, VERHOEFF, etc.).

L'adaptation des êtres à la vie cavernicole est due à l'hérédité des caractères acquis par usage ou non usage (PACKARD); à la sélection naturelle : les individus à mauvaise vue seuls sont restés dans les grottes, les autres ont regagné les espaces éclairés (LANKESTER); à la panmixie combinée avec la sélection naturelle (CHILTON); à la sélection économique (lutte des parties de l'organisme de Roux) (LENDENFELD).

Le milieu biologique des cavernes ne diffère essentiellement du milieu biologique de la surface que par l'absence de lumière » (VIRÉ). Il en diffère par la température constante, par l'humidité, par le manque de végétaux, par la pénurie de nourriture et par l'absence de lutte pour la vie (PACKARD).

La faune cavernicole actuelle est d'origine récente (PACKARD, PEYERIMHOFF, CHILTON). Elle est en grande partie le représentant d'une faune antérieure éteinte ou plus cosmopolite (LENDENFELD). Sauf faibles exceptions il n'est « pour ainsi dire

aucune espèce souterraine qui n'ait à la surface une espèce analogue » (VIRÉ).

Faut-il citer encore ! La faune cavernicole est très pauvre (PACKARD, CHILTON). « Il n'est pas un point du sous-sol de notre globe qui, à l'égal de la surface, ne soit abondamment peuplé d'une faune riche et variée » (VIRÉ).

La nourriture est rare dans les grottes et l'on se demande souvent comment des Cavernicoles peuvent y trouver leur subsistance (le même VIRÉ, PACKARD, CARPENTER). Les ruisseaux souterrains entraînent beaucoup de nourriture (le même VIRÉ). Les Cavernicoles ne doivent pas avoir plus de difficulté à se procurer de la nourriture que les lucicoles (HAMMAN). La famine doit être la condition normale de la vie dans les grottes ; peut-être provoque-t-elle une sorte de sommeil analogue au sommeil des jeûneurs (VERHOEFF).

« Les cavernicoles... sont les descendants modifiés d'animaux de la surface du sol entraînés accidentellement sous terre » (VIRÉ). Les cavernicoles actuels sont volontairement entrés dans les grottes (GARMAN, EIGENMANN). La faune cavernicole provient d'individus entraînés accidentellement de la surface ou entrant sous terre volontairement par de grandes ouvertures » (le même VIRÉ).

Parmi les cavernicoles il n'y a pas de vrais herbivores (PACKARD, etc.). Le tube digestif des *Niphargus* subit des transformations qui le rapprochent du type herbivore (VIRÉ). La lumière tue les *Niphargus* cavernicoles (BATE et WESTWOOD). Ils se portent très bien à la lumière (VIRÉ), etc., etc.

Même la nomenclature des Cavernicoles a subi les atteintes de cette anarchie. Si vous vous adressez aux Crustacés vous apprendrez que *Sphaeromides* Dollfus n'est pas un Sphaeromien mais un Cirolanide, que *Caecidotea* Packard n'a rien à voir avec les Idotées, car c'est un vulgaire Aselle. Vous croyez peut-être que *Palemonias* Hay est une honnête Crevette ? Détrompez-vous, c'est un Atyde.

Savez-vous pourquoi furent créés les noms de *Caecidotea* et

Orconectes? Le premier pour séparer deux formes vivant au même endroit, et souvent ensemble, qui ne diffèrent que par la longueur du corps et des appendices ; le second, pour distinguer deux vrais *Cambarus* cavernicoles de *Cambarus* lucicoles vivant dans la même région, et pour réunir ces deux formes qui manifestement dérivent de deux *Cambarus* superficiels tout à fait différents. Cela paraît absurde et cependant c'est expliqué tout au long dans PACKARD (**1899**, p. 121 et suiv.).

Je pense que ces exemples suffisent. Les amateurs pourront d'ailleurs puiser à pleines mains de ces « crocodiles » dans le marécage biospéologique ; je n'ai certes pas épuisé le gisement.

A ce premier sentiment, donc fort légitime, que j'ai qualifié plus haut, succéda un autre aussi justifié mais dont l'aveu est moins honorable ! J'eus réellement peur de la biospéologie et de ses effarantes arcanes ; et j'hésitai longtemps avant de me lancer dans une mêlée aussi désordonnée où tant de confrères luttent avec ardeur.

La peur des coups est le commencement de la sagesse, dit-on, mais l'occasion s'offrit à moi de visiter d'autres cavernes, de récolter d'autres êtres cavernicoles ; de plus la lecture des passionnants récits de MARTEL changea ma sage prudence en folle témérité. Me voilà donc lancé en pleine bataille, et s'il m'arrive d'y laisser des plumes, comme certains biospéologistes notoires, ce ne sera pas faute d'avoir ignoré le péril. Je ne me dissimule point cette circonstance aggravante.

Il faut donc se mettre à l'œuvre et la première chose à faire est, naturellement, d'examiner quelles sont les raisons de cet état anarchique dans lequel se trouve la biospéologie.

Ces raisons sont très certainement multiples.

D'abord les difficultés inhérentes au sujet. L'accès des grottes et leur exploration n'est souvent pas facile; il faut, en bien des cas, réveiller le vieux fond d'hérédité simiesque qui gît en nous pour grimper aux parois ou descendre le long d'une corde. Tout cela ne se passe pas sans perte de temps et sans frais considé-

rables. De plus, la chasse aux Cavernicoles présente des difficultés que nos confrères qui chassent le Lucicole ignorent. Et certes, une observation faite dans les grottes devrait, comme les années de campagne, compter double.

On est frappé ensuite du faible nombre des observations, de la pénurie d'expériences et des lacunes considérables qui doivent exister dans nos connaissances sur la faune et la flore souterraines. Les théories nombreuses et contradictoires ne sont, d'ailleurs, possibles que lorsqu'il s'agit d'un sujet peu étudié ; on n'est pas arrêté par des faits gênants, et on peut laisser libre cours à une imagination toujours trop fertile. La même chose s'est produite pour toutes les sciences dans leur commencement; pour rester dans le voisinage de notre sujet, citons comme exemple la spéologie physique, science qui sort à peine de cet état nébuleux propice aux théories. Et si la spéologie, toute jeune pourtant, a dépassé ce stade embryonnaire, c'est uniquement à cause de nombreux faits que d'intrépides savants ont su accumuler en un laps de temps étonnamment court. Ces faits, groupés en ordre logique, ont renversé bien d'orgueilleuses théories, ont limité le champ des hypothèses et ont permis des généralisations légitimes et fructueuses.

Nous n'en sommes pas encore là en biospéologie ! Un faible stock d'observations, quelquefois sujettes à caution, souvent non contrôlées, la plupart datant de loin, servent, armes fort ébréchées et toujours les mêmes, dans les combats des théoriciens. Ainsi la dramatique histoire de la poursuite du *Leptoderus* aveugle par un Chernète également privé d'yeux, contée jadis par KHEVENHUELLER, est fidèlement rapportée dans les mémoires les plus récents, sans que personne se soit donné la peine de la soumettre au contrôle de l'observation. Car enfin les *Leptoderus* sont de taille à se défendre contre un Chernète, fût-il aveugle !

L'expérimentation est tout indiquée dans un grand nombre de questions biospéologiques. Fort peu de naturalistes l'ont cependant tentée. C'est un des mérites de VIRÉ, et non des moin-

dres, d'avoir fondé le premier « laboratoire des catacombes » et d'avoir repris les expériences plutôt sommaires de FRIES. Jusqu'à présent, les résultats obtenus ont confirmé ce que l'observation permettait de prévoir, mais on ignore encore ce que pourrait fournir une expérimentation rigoureuse, s'attaquant aux détails plus intimes des transformations biologiques.

Tout darwiniste qui se respecte consacre un chapitre de l'exposé de sa doctrine aux lacunes que présente la connaissance des faunes fossiles. Avec combien plus de raison le biospéologiste ne pourrait-il pas insérer un « Chapitre des lacunes », aussi bien fossiles qu'actuelles, dans l'exposé de son embryonnaire science ! On ne connaît aucune forme fossile qui puisse passer pour cavernicole (voir pourtant p. 472), et on ne connait que l'infime partie des êtres cavernicoles actuels. En effet, en dehors de l'Autriche-Hongrie, de la France, de l'Allemagne, des Etats-Unis d'Amérique, de la Nouvelle-Zélande, un peu de l'Espagne et un peu plus de l'Italie et de la Suisse, quels sont les pays explorés à ce point de vue ? Quelques localités isolées par-ci par-là.

On sait aussi qu'il suffit de fouiller soigneusement une grotte pour trouver des formes nouvelles, et l'on connaît des découvertes intéressantes faites en ces dernières années dans les régions les plus classiques. Certains groupes d'animaux ont été complètement négligés, et les Coléoptères seuls sont mieux connus, grâce aux actives recherches des spécialistes très nombreux qui collectionnent ces Insectes.

De plus, l'étude de la faune des eaux souterraines n'est activement menée que depuis quelques années !

Il est donc certain que l'inventaire des êtres cavernicoles est bien incomplet.

Aux raisons que je viens d'énumérer il convient d'en ajouter d'autres d'un ordre différent. Les auteurs qui se sont occupés de la question se sont trop hâtés de généraliser et, quelque osée que puisse paraître mon affirmation, ils ne se sont pas toujours rendu compte de la différence qu'il y a entre le nom qui désigne

une chose et la chose elle-même. Bien souvent on a raisonné sur les mots et non sur ce que ces mots sont censés représenter.

Un exemple fera mieux comprendre ce que je veux dire.

Prenons le mot : Cavernicole.

Un spécialiste constate que les Cavernicoles de son groupe sont incolores ou plus pâles que leurs proches parents lucicoles. Il déclare aussitôt que la faune cavernicole se distingue de la lucicole par la décoloration des téguments due à la disparition du pigment sous l'influence de l'obscurité. Mais l'on découvre d'autres Cavernicoles qui sont colorés ; immédiatement on se met à bâtir des théories et à faire des suppositions variées. On suppose que les grottes ne sont pas complètement obscures ; on suppose que les Cavernicoles en question habitent les entrées des grottes ; on déclare qu'ils n'ont point adopté la vie souterraine depuis assez longtemps. On fait intervenir la panmixie, etc., etc. On cherche à étayer chacune de ces suppositions et théories, par des observations puisées au hasard dans les auteurs, par des suppositions nouvelles et par d'autres théories. Cela donne naissance à d'autres centres d'attraction pour de nouvelles hypothèses et suppositions, et l'écheveau s'embrouille inextricablement.

Et tout cela pour ne s'être pas rendu compte de la valeur réelle des mots ! En effet, reprenons la chose dès le commencement

Que signifie le mot : Cavernicoles ? Uniquement ceci : êtres vivant dans le domaine souterrain. La seule chose que ces êtres ont de commun entre eux c'est leur habitat. La faune cavernicole est, en effet, un mélange absolument hétérogène de formes très différentes, par l'origine, par les aptitudes héréditaires, par le degré d'organisation, par l'époque d'immigration dans les cavernes, etc., etc. Par conséquent, on doit s'attendre à trouver une diversité et non une uniformité d'action : l'influence de la vie obscuricole doit produire des effets différents sur les différentes unités qui composent cette faune. Il faut donc se méfier,

a priori, des généralisations, étudier chaque espèce en particulier, et ne généraliser qu'après un travail complet d'analyses minutieuses.

Une confusion analogue s'est produite à propos du mot : coloration. Qualifier un animal de coloré, cela signifie simplement que ses téguments exercent une influence quelconque sur les rayons lumineux, cela ne donne en aucune façon la raison de cette influence. On a même confondu couleur avec pigment; or l'on sait qu'il y a des colorations non pigmentaires. Le mot pigment, à son tour, signifie uniquement substance colorée qui se loge dans un tissu. Il ne signifie nullement que ces substances sont chimiquement et physiquement identiques. On sait, au contraire, que les pigments sont de natures très différentes et qu'ils réagissent très diversement sous l'influence des agents physiques et chimiques.

Il n'est donc pas étonnant que certains Cavernicoles aient conservé leur coloration; c'est le fait contraire qui devrait plutôt sembler curieux. Si l'on veut serrer la question de près, il faut avant tout étudier la nature de cette coloration, si elle peut ou non de par sa constitution être influencée par la lumière. Or, cette étude n'a jamais été faite pour aucun Cavernicole. On a préféré se lancer dans des suppositions hasardées et des théories nébuleuses.

Ce que je viens de dire à propos de la coloration s'applique aussi aux autres questions et problèmes que soulève la biologie des Cavernicoles : effet de l'obscurité sur les yeux, ancienneté des Cavernicoles, modifications dans les organes sensitifs, etc. Trop souvent on constate une généralisation hâtive de déductions basées sur la ressemblance des mots et non sur la vraie nature des choses que ces mots représentent.

Voilà, à mon avis, les raisons qui paraissent expliquer suffisamment l'état dans lequel se trouve actuellement la biospéologie. Cette sommaire enquête, en montrant ces raisons, indique aussi les écueils à éviter et la direction qu'il faut donner aux recherches futures.

Le programme de ces recherches peut donc, me semble-t-il, se formuler ainsi :

Il est impossible de faire œuvre synthétique actuellement; les généralisations trop vastes sont prématurées, et ce n'est point faire œuvre utile que de bâtir des théories générales.

Il faut procéder par analyse, c'est-à-dire s'attacher à la monographie de petits groupes, faire leur revision systématique, étudier leurs affinités, leurs origines, leur biologie, etc., afin d'avoir des points d'appui solides pour déterminer leur histoire spéologique.

Il faut instituer une expérimentation rigoureuse avec des sujets d'expérience bien étudiés.

Et, avant tout, il faut fouiller le plus de grottes possible, dans les régions les plus diverses, pour combler au moins en partie les lacunes considérables que présente la connaissance de la faune et de la flore cavernicole.

Peu de mots suffiront pour indiquer comment j'ai essayé de me rendre utile dans l'accomplissement de ce vaste programme, qui demandera de longues années d'efforts et le concours d'un grand nombre de naturalistes.

Je me suis d'abord assuré la collaboration d'un jeune et actif naturaliste, M. René Jeannel. Tous nos moments disponibles seront consacrés à l'examen des grottes, de préférence dans les régions encore inexplorées au point de vue biospéologique. Le matériel rapporté, et trié par nos soins, sera confié aux spécialistes. Les résultats de ces recherches seront publiés dans ces *Archives*, par séries, sous la signature de leurs auteurs, mais sous le titre commun : BIOSPÉOLOGICA (1). Ce titre est fort peu

Le mot : Spéléologie, créé par E. Rivière, est généralement employé pour désigner la science des cavernes. MARTEL (1894) l'adopte et il ajoute : « On a proposé aussi le mot plus simple de Spéologie (L. de Nussac, *Essai de Spéologie*, Brive, 8°, 1892) ; plus harmonieux, il est moins exact, car les Grecs désignaient par σπέος les excavations artificielles des tombes ou temples égyptiens ». Il me semble cependant plus avantageux d'employer un mot facile et harmonieux qu'un mot cacophonique, même si le premier est étymologiquement moins correct. Somme toute, la nomenclature a un but pratique, et bien rares sont les noms qui définissent exactement l'objet d'une science ; ce n'est d'ailleurs pas le cas pour : spéléologie, car si cette science s'occupe des cavernes elle s'occupe aussi des choses qui ne sont pas des cavernes. J'adopte donc Spéologie.

harmonieux, j'en conviens, mais comme il est destiné uniquement à montrer que les différents mémoires font partie d'un même ensemble de recherches, je l'ai choisi court pour faciliter les notations bibliographiques.

Pour permettre l'apparition rapide des résultats de ces études, il a été décidé que les mémoires des spécialistes seraient publiés au fur et à mesure de leur envoi à la Direction des Archives, sans qu'il soit tenu compte ni de la date à laquelle ont été effectuées les récoltes des matériaux qui y sont décrits, ni de l'ordre de classification zoologique et botanique.

Nous publierons de temps en temps l'énumération des grottes visitées, avec une description sommaire de chacune, en insistant surtout sur les points qui peuvent influencer la biologie des Cavernicoles. Nous ramasserons, dans les grottes, tout ce que nous pourrons trouver, sans faire de choix, car il est utile pour l'instant de faire l'inventaire aussi complet que possible du domaine souterrain. On verra ensuite ce qui lui appartient en propre

Certes, les recherches suivies faites dans la même grotte sont très utiles ; mais dans l'état actuel de la biospéologie, les recherches « extensives » sont plus nécessaires que les recherches « intensives », s'il m'est permis d'employer ces termes usités en agriculture. Nous visiterons donc le plus de pays possible.

QUELQUES CONSIDÉRATIONS SUR LES PROBLÈMES BIOSPÉOLOGIQUES

La révision complète des idées qui ont été émises sur la biologie des Cavernicoles demanderait beaucoup de travail, mais il résulte de ce qui a été dit plus haut que le profit qu'on pourrait en tirer serait médiocre. Nous avons un besoin pressant de recherches de détails et, pour l'instant, l'idée doit céder le pas au fait.

Il m'a semblé néanmoins que, si l'on ne peut encore résoudre les problèmes biospéologiques, il est utile de les poser clairement et d'établir de l'ordre dans leur exposé ; c'est ce que j'ai essayé de faire pour quelques-uns dans les pages suivantes.

I. — L'étendue du domaine souterrain.

Le domaine (1) souterrain, en tant que domaine vital ou habitat des Etres cavernicoles est-il réellement si restreint et insignifiant que le disent les Biogéographes ? Je pense qu'il faut très résolument répondre d'une façon négative. L'idée qui règne à ce sujet dans la biogéographie date d'il y a une trentaine d'années, quand la Spéologie physique était dans l'enfance ; c'est un héritage qui a été accepté sans bénéfice d'inventaire. Examinons, en effet, de quoi se compose le domaine souterrain qui se prête aux manifestations de la vie.

1° Les grottes accessibles a l'homme. — Ce sont les premières dont on ait eu connaissance et pendant longtemps ce furent les seules qui ont été prises en considération. Il y a trente ans, on en connaissait fort peu ; mais il n'en est plus de même

(1) On peut parler de « l'habitat » d'une espèce et même d'un groupe plus étendu mais homogène d'êtres vivants ; il ne me semble pas qu'on puisse désigner par ce mot l'ensemble des régions colonisées par les membres d'un groupement aussi vaste d'êtres très variés, comme les Cavernicoles, les Abyssaux, les Terrestres, etc. Je vais employer, dans ces derniers cas, le mot « domaine ». Donc, le *domaine* souterrain est formé par la somme totale des *habitats* particuliers des espèces cavernicoles

actuellement. Il suffit de consulter les traités récents de Martel (1894 et 1900), Kraus (1894), von Knebel (1906), les *Bulletins de la Société de Spéléologie*, etc., pour acquérir la conviction que les cavités souterraines sont extrêmement nombreuses et pour se persuader que ce qui reste à découvrir dans cet ordre d'idées doit dépasser, dans des proportions considérables, les découvertes déjà effectuées. Fort peu de régions, en effet, ont été explorées jusqu'à présent. Dire qu'actuellement plus de 500 kilomètres de galeries ont été reconnues, c'est rester en dessous de la vérité ; cela représente au moins 50 kilomètres carrés de surface habitable. Quelle est cette surface pour toutes les grottes de la terre, voilà ce qui ne peut être estimé actuellement ; mais elle doit avoir certainement plusieurs centaines de kilomètres carrés.

2° Les fentes étroites inaccessibles a l'homme. — Ma classification pourrait paraître bizarre et l'on pourrait se demander ce que l'homme a à voir là-dedans. Cependant l'historique des idées biospéologiques la justifie pleinement. Aucun des auteurs un peu anciens ne parle de fentes terrestres étroites, et actuellement encore, quand on parle de Cavernicoles, on ne pense qu'aux êtres qui habitent les larges espaces accessibles à l'homme. Comme si les lilliputiens habitants du domaine souterrain se souciaient des dômes gigantesques, des vastes galeries, des majestueux couloirs ! Une simple fente de quelques millimètres suffit à leur bonheur et à la prospérité de leur famille.

Or, les fissures et les fentes sont innombrables dans certains terrains.

Il est difficile de démontrer par l'observation directe que les fentes sont habitées, mais beaucoup de faits et de déductions tendent à le prouver.

En creusant des tunnels et tranchées, on a découvert souvent des grottes, quelquefois très vastes, sans communication apparente avec l'extérieur, où cependant vivaient des Cavernicoles. Ces animaux n'ont pu y pénétrer que par les fentes.

Il existe des grottes parcourues par des ruisseaux dont les crues font monter l'eau jusqu'au plafond. Or, ces grottes sont habitées par des Animaux terrestres comme les grottes sèches ; ces animaux ne pourraient s'y maintenir si, pendant les crues, ils ne pouvaient se réfugier dans des fentes situées au-dessus du niveau aquifère.

Tous les chasseurs de Cavernicoles savent qu'il n'est pas possible de recueillir toute la faune d'une grotte, même si elle est petite et si elle n'offre pas de cachettes apparentes aux animaux. A chaque visite on trouve des formes nouvelles qui ne peuvent être venues que par les fentes ; la migration par l'extérieur doit être tout à fait exceptionnelle, tous les Cavernicoles vrais étant lucifuges, sténothermes et sensibles aux variations hygrométriques.

Comme on le verra plus loin, la voie principale d'immigration pour la plupart des Cavernicoles a été la fente et non les vastes entrées des cavernes accessibles à l'homme.

La faible taille de beaucoup de Cavernicoles n'est pas due le plus souvent, comme on l'a prétendu, à la dégénérescence des formes souches causée par la pénurie de nourriture (voir p. 395). Il faut faire intervenir, dans la plupart des cas, une sorte de « tamisage » à travers les fentes étroites ; seules les petites espèces superficielles ayant pu pénétrer dans le domaine souterrain.

La forme aplatie et allongée de beaucoup de Cavernicoles s'explique aussi par la nécessité de parcourir des fentes étroites, quoique le « tamisage » primitif ait pu aussi jouer son rôle. L'aplatissement et l'allongement peuvent être aussi bien des caractères primitifs qu'adaptatifs.

Les espèces réputées rares sont nombreuses parmi les Cavernicoles ; or l'expérience a montré depuis longtemps que la grande majorité des espèces « rares » consiste en espèces dont on ne connaît pas l'habitat réel. Dans le cas des Cavernicoles, cet habitat inconnu ne peut être que la fente.

La nourriture doit être au moins aussi abondante dans les

fentes que dans les grottes. L'eau de ruissellement accumule dans les fentes toutes sortes de détritus végétaux et animaux, et les pluies rapides doivent entraîner même des proies vivantes. Toutes ces substances alimentaires doivent se coincer dans les fentes qui jouent ainsi un rôle de filtre, débarrassant les eaux qui pénètrent dans les grottes proprement dites des matières charriées trop volumineuses. L'épais et nourrissant potage de la surface se transforme ainsi en claire infusion ; à ce point de vue la fente est plus agréable à habiter que la grotte.

Toutes ces considérations, auxquelles s'ajoute ce que je dirai des niveaux d'eau, me semblent démontrer que les fentes sont habitables et habitées

Or le nombre de ces fissures est énorme dans l'écorce terrestre. Les travaux modernes des spéologistes ont montré que les massifs calcaires en particulier, quel que puisse être leur âge, sont traversés en tous sens par des diaclases, joints de stratifications, failles et cavités, qui font de ces massifs de véritables « éponges ». On connaît de vastes régions calcaires où les précipitations atmosphériques n'ont plus d'écoulement superficiel ; toute l'eau est absorbée par les fentes, et tout le drainage des eaux se fait par des rivières souterraines.

Cette fissuration produit donc une surface habitable pour les Cavernicoles, qui est infiniment plus vaste que celle des grottes accessibles à l'homme.

J'incline à penser que beaucoup de Cavernicoles ont leur habitat normal dans les fentes et non dans les grottes ; si on les rencontre dans ces dernières, c'est par hasard. Il doit se passer, dans le domaine obscur de ces formes, ce qui se passe dans les agglomérations humaines. Le citadin habite les rues étroites, et il ne se rencontre sur les boulevards et sur les places publiques que lorsqu'il va à ses plaisirs ou à ses affaires. Dans les deux cas, la majeure partie de « l'habitat » est formée par l'espace étroit, l'infime portion par le large espace. Comme quoi la parcimonie des municipalités s'est rencontrée en cette occasion avec les caprices de dame Nature !

3° LES NIVEAUX D'EAU ET LES NAPPES PHRÉATIQUES. — On sait que dans les roches compactes ou de suintement en général, et dans les massifs calcaires en particulier, la circulation des eaux souterraines se fait, comme à la surface, par des rigoles, ruisseaux ou rivières. La notion classique de la nappe d'eau continue ne peut être admise que pour les terrains perméables, comme les sables, graviers, etc., et encore non sans certaines restrictions. On croyait antérieurement que l'eau imbibe ces terrains, qu'elle remplit seulement les interstices capillaires qui séparent les fragments solides ; on pouvait donc conclure, *a priori*, que les nappes phréatiques et niveaux d'eau ne peuvent pas être habités, les Animaux ne trouvant pas assez d'eau libre pour y vivre. Or, l'expérience démontre qu'il n'en est pas ainsi. Les nombreuses formes cavernicoles trouvées dans les puits ne peuvent être venues d'ailleurs que des nappes phréatiques. En Nouvelle-Zélande, notamment, dans les puits de la plaine de Canterbury, CHILTON (1894) a découvert une dizaine de Crustacés et d'Oligochètes, de taille assez grande, présentant tous les caractères d'adaption à la vie obscuricole. La plaine est formée par une cuvette imperméable comblée par d'épais dépôts d'alluvions fluviatiles. Et les puits sont creusés dans ces dépôts. CHILTON dit avec raison que la découverte de ces animaux démontre que l'eau ne circule pas seulement entre les particules solides, mais qu'elle doit former de véritables rivières souterraines ayant creusé leur lit dans les graviers.

Les Animaux de grande taille rejetés par les puits artésiens d'Algérie, et ceux tous récemment découverts dans les mêmes conditions au Texas (*Palemonetes antrorum* Benedict, *Typhlomolge Rahtbuni* Stejneger, etc.), indiquent aussi que les accumulations d'eau libre sont fréquentes dans les nappes phréatiques ou artésiennes. Ces nappes doivent donc être annexées au domaine souterrain habitable, ce qui augmente encore notablement son étendue, quoique le réseau des canaux d'eau libre qui parcourt les terrains perméables soit nécessairement beau-

coup moins développé que celui des massifs calcaires et des roches de suintement.

4° Le domaine hypogé (1). — On connaît déjà beaucoup d'Animaux qui vivent dans la terre, soit dans l'humus, soit dans l'argile. Ils présentent souvent les mêmes caractères adaptatifs que les Cavernicoles; quelques espèces paraissent vivre indifféremment dans la terre et dans les cavernes, et quelques genres hypogés ont des représentants cavernicoles. On pourrait en conclure qu'il faut annexer purement et simplement le domaine hypogé au domaine souterrain. Ce serait une erreur, car, comme on le verra plus loin (voir p. 428), la majorité des Animaux hypogés ne trouveraient pas dans le domaine souterrain toutes les conditions nécessaires à leur existence, et il en est de même pour les Cavernicoles dans le cas inverse. Cependant, il n'est pas possible d'établir une distinction absolue entre les deux domaines, puisqu'un certain nombre de formes sont communes aux deux habitats et que, dans certains cas, très rares il est vrai, le domaine souterrain offre les mêmes conditions d'existence que l'hypogé.

5° Les Microcavernes. — En dehors des cavités naturelles énumérées plus haut, il existe tout un monde de réduits obscurs, construits ou creusés par des Animaux, et que d'autres êtres ont choisi comme domicile. Les constructions des Hyménoptères, des Termites, les galeries creusées dans le bois et la terre par les Insectes adultes ou leurs larves, les nids et les terriers des Reptiles, des Oiseaux et des Mammifères, constituent des cavernes plus ou moins considérables pouvant exercer

(1) Les entomologistes emploient depuis longtemps le mot « hypogé » pour désigner les animaux qui vivent profondément enfouis dans la terre, ceux qui composent la « faune de la pierre enfoncée ». On oppose donc « Hypogé » à « Cavernicole ».

J'adopte, dans ce mémoire, cette interprétation du mot Hypogé, mais non sans regret Il vaudrait mieux, en effet, le réserver pour le sens très général de : être habitant sous la surface de la terre ; ce serait d'ailleurs plus conforme au sens que lui donnaient les Grecs, et on pourrait l'opposer au mot Epigé qui désigne tous les êtres habitant à la surface

Il faudrait alors créer un mot nouveau pour les anciens hypogés des entomologistes et mon ami, M. Pruvot, qui a attiré mon attention sur ce point, me suggère le terme de « Endogé » que je considère comme excellent et qui n'a pas besoin d'autre explication. Les Cavernicoles et les Endogés seraient donc des membres de la faune hypogée.

sur les commensaux comme sur les hôtes des influences semblables à celles constatées dans le cas des cavernes naturelles. Mais comme pour l'habitat hypogé, et même plus que pour celui-ci, l'annexion pure et simple du domaine des microcavernes au domaine souterrain constituerait une grave erreur que VERHOEFF (1898) semble avoir commise, si j'ai bien compris son mémoire. J'examinerai plus loin (voir p. 429) la profonde différence qu'il faut établir entre un vrai Cavernicole et un vrai Xénophile (1). Il me suffit pour le moment d'indiquer que, si certains caractères adaptatifs sont les mêmes dans les deux sortes d'Animaux, il y en a d'autres qui manquent complètement au Cavernicole et qui donnent au Xénophile une physionomie très caractéristique.

Mais tous les habitants des Microcavernes ne sont point des Xénophiles ; il y en a qui ne dépendent en aucune façon du propriétaire et constructeur de la caverne, qui ont adopté la vie microcavernicole uniquement pour ses avantages qui sont ceux qu'offre aussi le domaine cavernicole, en tout ou en partie. Cette catégorie de faux Xénophiles peut être annexée aux vrais Cavernicoles, s'ils présentent les caractères adaptatifs de ces derniers.

Ces réserves faites, il n'en est pas moins vrai que dans les domaines voisins, l'hypogé et le microcavernicole, on peut recruter un certain nombre de formes pour l'armée des Cavernicoles, et augmenter de beaucoup la surface habitable du domaine souterrain proprement dit.

6 LES CAVERNES ARTIFICIELLES. — J'entends par ces mots toutes les cavités : galeries de mines, catacombes, tunnels, etc., creusées par l'homme. Leur étendue est peu considérable si on la compare aux régions précédentes du domaine souterrain. D'autre part, elles sont trop récentes pour avoir pu produire des transformations profondes chez les êtres qui les ont choisies pour domicile.

On ne connaît actuellement aucune espèce réellement caver-

(1) Je propose ce mot pour désigner tous les Animaux termitophiles et myrmecophiles.

nicole, qui ait pris naissance dans ces sortes de cavernes. Les êtres qu'on rencontre dans les souterrains artificiels les plus profonds sont des lucifuges superficiels, soit identiques à leurs congénères épigés, soit, dans des cas très rares, légèrement modifiés par le séjour à l'obscurité ; ces modifications sont d'ailleurs de celles que provoquent brusquement, ou du moins rapidement, les influences directes du milieu et qui ne se transmettent généralement pas aux générations suivantes.

Somme toute, les cavernes artificielles jouent un rôle à peu près nul en biospéologie ; je vais donc les laisser de côté dans les considérations qui vont suivre.

Il résulte de cette rapide enquête que, parmi les « habitats » que le biogéographe distingue, l'habitat cavernicole doit occuper un bon rang par la grandeur de la surface qu'il offre au développement de la vie. Il n'est certes ni exceptionnel ni insignifiant ; et s'il n'est pas possible de se faire une idée précise de son étendue dans l'état actuel de nos connaissances, on peut prédire déjà qu'il sera comparable en importance à l'habitat désertique ou à l'habitat alpestre.

Ces très grandes surfaces habitables qu'offre le domaine souterrain sont-elles partout habitées en réalité ? La biospéologie est-elle aussi importante par le nombre de ses sujets que par l'étendue de son empire romain ? C'est ce que nous allons examiner dans les chapitres suivants.

II. — Les conditions d'existence que présente le domaine souterrain.

Les êtres cavernicoles sont d'origine très différente, et ils n'ont de commun que l'habitat. Ils ne peuvent donc être définis que par les transformations qu'ils ont subies sous l'influence de cet habitat. Il convient dès lors d'examiner en premier lieu au moins les principaux facteurs pouvant agir dans ces transformations.

1° L'OBSCURITÉ. — Elle est certainement complète dans les parties profondes du domaine souterrain ; néanmoins, je ne

crois pas que la démonstration expérimentale en ait jamais été tentée. Les plaques photographiques ne se voilent pas au bout de quelques heures ; c'est tout ce que je puis dire par expérience personnelle.

HAMMAN (1896), pour expliquer l'existence de Cavernicoles pourvus d'yeux, suppose que l'obscurité n'est jamais totale. Nous verrons plus loin qu'il n'est pas nécessaire de faire cette hypothèse, toute gratuite d'ailleurs, pour expliquer la persistance des yeux chez quelques Cavernicoles.

Les entrées des grottes, les régions les plus superficielles des fentes, beaucoup de microcavernes, sont plus ou moins éclairées et offrent tous les passages entre la lumière du jour et l'absence complète de lumière.

2° LA TEMPÉRATURE. — Dans les grottes profondes, à l'intérieur des massifs fissurés, dans les nappes phréatiques et les niveaux d'eau profonds, on peut admettre que la température est constante, et qu'elle correspond, en général, à la température moyenne annuelle du lieu.

Certes, des météorologistes armés d'instruments ultra-sensibles découvriraient sans doute des variations qui, au point de vue absolu, pourraient passer pour notables, mais au point de vue relatif où je me place, de leur influence sur les êtres vivants, ces variations sont tellement inférieures à celles qui s'observent dans le domaine superficiel qu'il convient de ne pas en tenir compte. Les microcavernes et les endroits superficiels sont naturellement sujets à plus de variations.

Des circonstances locales, d'ailleurs rarement réalisées, peuvent produire des anomalies et des variations notables aussi dans les cavernes. Ainsi, les grottes verticales, s'ouvrant par le haut, sont plus froides, celles fortement inclinées, s'ouvrant par le bas, sont plus chaudes que les horizontales. D'autre part, dans la même grotte, il peut y avoir des salles plus chaudes que d'autres. Les dispositions topographiques de certaines cavités provoquent des courants d'air dont le sens varie selon les saisons, ce qui occasionne aussi des perturbations, etc.

Quoi qu'il en soit de ces faits exceptionnels, on peut considérer le domaine souterrain comme un habitat à température constante et basse, mais non à température identique dans toute son étendue, car chaque grotte possède sa température propre, qui dépend de causes générales : latitude, altitude et climat de la région où elle se trouve ; mais elle dépend aussi de causes spéciales : disposition topographique, épaisseur des plafonds, humidité, etc.

3° HUMIDITÉ. — L'humidité est toujours notable dans le domaine souterrain, même quand certaines cavernes nous paraissent sèches. Là où l'eau suinte, où il y a des bassins lacustres ou des rivières, et où il n'y a pas de courants d'air, la saturation de l'air est complète. L'humidité qui infiltre les parois est presque toujours suffisante pour permettre la vie aux êtres les moins capables de réagir contre l'évaporation, même là où il n'y a pas de suintement visible. Ces constatations ne sont pas basées sur des recherches précises, qui n'ont jamais été tentées. Elles seraient pourtant utiles.

4° DIMENSIONS DES ESPACES HABITABLES. — Rappelons seulement que la majeure partie de l'espace souterrain est formée par des fentes étroites, dans les massifs calcaires comme dans les nappes phréatiques ou les niveaux d'eau.

5° MOUVEMENTS DE L'AIR ET DE L'EAU. — La circulation de l'air se fait dans les cavernes, en général, si lentement qu'on peut considérer l'atmosphère du domaine souterrain comme étant pratiquement au repos. Mais il y a des exceptions à signaler ; ainsi les trous à vents présentent quelquefois des courants d'air d'une violence extrême, mais ces courants, produits par la différence de température de l'air extérieur et de l'air intérieur, et par le rétrécissement des galeries, ne se font plus sentir dès que la caverne s'élargit. D'autres dispositions topographiques peuvent occasionner aussi des courants plus ou moins forts ; inutile d'insister.

Au point de vue du mouvement il y a moins de différence entre les eaux souterraines et les eaux superficielles ; dans les

deux cas, on rencontre des eaux courantes et des eaux stagnantes qui se comportent à peu près de la même façon.

6° COMPOSITION DE L'AIR ET DE L'EAU. — Dans les grottes à bonne ventilation, la composition de l'air doit être normale ; il paraît en être de même dans les grottes où il n'est pas possible de constater des courants aériens. L'homme, en effet, n'est pas incommodé par le séjour dans ces cavités. Très rarement on a constaté la présence de gaz délétères.

Cette question n'a d'ailleurs pas été scientifiquement étudiée.

Il paraît que l'atmosphère des cavernes est très bonne conductrice d'électricité. J'ignore jusqu'à quel point cette propriété peut influencer les êtres cavernicoles.

Les grandes rivières qui coulent à travers les grottes ne doivent pas avoir une composition bien différente des eaux coulant en surface. Il en est autrement des petites, à écoulement lent, et des bassins formés par l'eau d'infiltration à travers les bancs calcaires. Cette eau doit être chargée à saturation de calcaire, les concrétions variées qu'on trouve dans les cavernes et les tufs sont là pour le démontrer. La grande teneur en calcaire est donc caractéristique des eaux stagnantes ou peu rapides du domaine souterrain. Par contre, les eaux souterraines sont moins chargées de matières organiques, elles sont plus pures. Il leur manque aussi une source d'oxygénation qui est présente dans les eaux superficielles : les plantes aquatiques. L'aération des eaux souterraines est donc due uniquement aux agents physiques.

7° LES RESSOURCES ALIMENTAIRES. — La plupart des auteurs admettent que le domaine souterrain offre de très faibles ressources alimentaires à ses habitants. PACKARD (**1889**) se demande même ce que peuvent bien trouver à manger les Animaux aquatiques des grottes du Mammoth. VERHOEFF (**1898**) croit que la faim sévit normalement parmi les êtres cavernicoles. Par contre HAMMAN (**1896**) pense que les Cavernicoles n'ont pas plus de difficultés à se nourrir que les Superficiels.

VIRÉ (1899) soutient même les deux opinions dans le même mémoire.

Ces opinions contradictoires s'expliquent facilement ; on n'a jamais fait d'études sérieuses sur la question, et on s'est hâté de généraliser des observations isolées.

Examinons donc comment la question pourrait être envisagée, et quelles sont les données nécessaires pour la résoudre.

a.) On a observé plusieurs fois des Cavernicoles en nombre considérable. CALL (1897) l'affirme pour deux espèces de Crustacés de la Mammoth Cave. EIGENMANN (1900 *a*) dit aussi que certains Crustacés sont communs dans les puits artésiens du Texas. VIRÉ (1899) déclare que les *Niphargus* sont très nombreux dans certaines rivières souterraines de la France. DOLLFUS et VIRÉ (1905) disent avoir récolté plus de 2.000 *Vireia berica* dans une seule grotte. VIRÉ (1899) a trouvé un très grand nombre de *Blaniulus* dans une grotte pyrénéenne, et j'ai rencontré aussi un grand nombre de Cavernicoles terrestres dans certaines grottes, etc.

Ces exemples suffisent pour arriver à une première conclusion : Il n'est pas permis de dire que le domaine souterrain est toujours pauvre en ressources alimentaires, et que l'état *normal* des êtres cavernicoles est l'état d'inanition.

b.) Les Plantes à chlorophylle ne peuvent vivre dans le domaine souterrain à cause de l'absence de lumière. Tous les êtres non chlorophylliens tirent directement ou indirectement (à de faibles exceptions près, quelques Bactéries, etc.) leur subsistance de ces Plantes qui sont par conséquent l'unique réservoir de matières organiques. Mais de là à conclure sans autre preuve que la nourriture doit manquer dans le domaine souterrain, il y a loin. Le domaine abyssal marin ou limnique est aussi dépourvu de Plantes vertes, et cependant il est fort peuplé. La seule conclusion qu'on puisse tirer de cette absence est la suivante : Ne peuvent être cavernicoles que les Animaux

carnivores (1) et les Êtres saprophages (2). C'est ce que l'on observe en effet.

c.) La faible taille des Cavernicoles serait une preuve de la pénurie de la nourriture, selon PACKARD (1889). Cette proposition me paraît inexacte.

La question de la taille des Cavernicoles, pour avoir sa signification précise dans le cas qui nous occupe, doit être posée de la façon suivante : Les Cavernicoles sont-ils plus petits que leurs souches ou leurs parents lucicoles ? La réponse qu'on peut faire ne permet aucune conclusion, car s'il en existe de plus petits, on en connaît de plus grands. Inutile de nous encombrer d'exemples.

La faune des Insectes qui vit sur les fleurs est une vraie microfaune et pourtant ces minuscules Hyménoptères, Coléoptères ou Rhynchotes vivent dans l'abondance. L'Acarien qui vit dans son fromage est un des plus petits parmi les Acariens, etc., etc. D'autre part, les lieux arides et les déserts, où la faim sévit souvent, ont autant de gros animaux que les régions fertiles.

Il ne paraît donc pas y avoir toujours de rapport direct entre la taille des Animaux et les ressources alimentaires dont ils disposent. Par contre, l'abondance ou l'absence de nourriture détermine le nombre des individus et influe sur leur reproduction ; mais c'est un autre ordre de questions.

Quant aux raisons qui expliquent pourquoi les êtres cavernicoles sont presque tous de faible taille, tout en étant souvent plus grands que leur souche, on les trouvera plus loin. Point n'est besoin de faire intervenir l'inanition.

d.) La rareté des Cavernicoles est aussi un indice de la pénurie d'aliments, d'après PACKARD (1899). Cette conclusion n'est exacte qu'en partie. J'ai cité plus haut des observations qui

(1) VIRÉ (1899, p. 56) dit avoir constaté que le tube digestif des *Niphargus* subit des transformations qui le rapprochent du « type des animaux herbivores » sans indiquer de quelle nature sont ces transformations. Il est impossible, d'autre part, de les deviner ; il ne reste aux carcinologistes qu'à attendre, avec impatience, les détails que VIRÉ leur doit sur cette très curieuse découverte

(2) C'est-à-dire ceux qui se nourrissent de matières animales ou végétales en décomposition.

mentionnent un grand nombre de Cavernicoles réunis au même endroit. Mais il y a aussi des grottes où les Cavernicoles sont excessivement rares, et cela certainement est à mettre souvent sur le compte de la pénurie alimentaire. On doit attribuer à la même cause la difficulté de trouver dans ces grottes des Animaux en reproduction, ou des pontes et des larves. Il résulte donc de cela que dans le domaine souterrain il y a des régions à nourriture abondante et des régions pauvres en ressources alimentaires, chose qu'on peut constater pour tous les habitats. Il faudrait connaître, ce qui n'est pas possible actuellement, la proportion des unes et des autres pour décider si en général la nourriture est abondante ou non dans ce domaine ; et encore ce résultat serait plutôt piètre, car il ne permettrait aucune conclusion générale.

e.) La facilité avec laquelle les Cavernicoles supportent la faim, et le peu de nourriture qu'ils prennent en captivité, sont la preuve qu'ils ont dû s'adapter à une pauvreté constante de ressources alimentaires.

Je suis forcé de contester, non les observations que PACKARD (1889) cite à l'appui de son idée, mais les conclusions qu'il en tire. C'est encore avec une généralisation illégitime que nous avons affaire.

A l'indifférence pour la nourriture que montrent les *Cambarus* et les Poissons cavernicoles de PACKARD il suffit d'opposer la voracité des Crustacés de VIRÉ (1899), et la loi générale du premier mord la poussière. Ne connaît-on pas d'ailleurs la facilité avec laquelle on capture les Cavernicoles avec des pièges amorcés de viande, fromage, etc. ?

De plus, je pourrais citer un très grand nombre d'exemples d'Animaux lucicoles supportant la faim aussi bien, sinon mieux, que les Protées, *Cambarus* ou *Amblyopsis*, et même des Animaux voisins de ceux-ci. Tous les Animaux à sang froid se passent facilement de nourriture pendant un long espace de temps ; ils se contentent de ne pas augmenter de taille et de ne pas se reproduire. Les exemples de PACKARD ne signifient donc rien,

et des recherches sur la résistance de l'inanition des Cavernicoles comparée à celle de formes voisines lucicoles n'ont jamais été tentées.

f.) On connaît des grottes où il est absolument impossible de trouver la moindre trace de substances alimentaire et où pourtant on trouve des Cavernicoles, disent certains auteurs. Ce fait est exact, et je puis le confirmer. Mais, outre que ces grottes sont toujours visitées par des lucifuges qui fournissent ainsi des proies vivantes ou des cadavres à la consommation des troglobies, il ne faut pas oublier que ces grottes communiquent avec tout un système de fentes étroites qui peuvent offrir des ressources alimentaires.

D'autre part, les Crustacés aquatiques, (*Asellus*, *Niphargus*, etc.) qu'on a rencontrés dans de petites flaques d'eau absolument pures, peuvent certainement émigrer à volonté, car ils ne craignent pas de rester à sec pendant longtemps. Ils peuvent ainsi se soustraire à l'inanition.

DES SOURCES DE NOURRITURE DU DOMAINE SOUTERRAIN

Nous avons vu qu'il n'y a pas d'arguments sérieux qui puissent être invoqués à l'appui de l'idée que les Cavernicoles souffrent d'inanition chronique. Il nous faut maintenant examiner d'où peut venir la nourriture. Il est certain que son origine est multiple :

a.) Ce sont d'abord les détritus organiques variés, et même les animaux vivants, que les eaux de ruissellement et les rivières à parcours souterrain entraînent dans les fentes et dans les grottes. Des masses considérables de matières utilisables peuvent être ainsi entraînées. Viré (1899) pense avec juste raison que les Animaux lucicoles, entraînés dans les cavernes, sont des proies faciles pour les Cavernicoles, car ils ne peuvent lutter dans ce milieu, qui leur est contraire, avec des Animaux qui y sont parfaitement adaptés.

b.) Viennent ensuite les Animaux lucifuges qui recherchent les fentes comme cachettes ou lieux de reproduction, et ceux

très nombreux (Moustiques, Tinéides, etc.) qu'on voit sur les parois, à l'entrée des grottes. Ils peuvent soit servir de proies vivantes aux carnivores, soit fournir d'abondants cadavres aux saprophages. Cette source de nourriture est si constante et si abondante, qu'elle a occasionné l'envahissement des grottes par les Araignées lucicoles, qui s'y rencontrent souvent en grand nombre.

c.) Les excréments de Chauves-Souris constituent une source de nourriture, pas très fréquente (il y a, en somme, peu de cavités habitées par ces Mammifères), mais très recherchée par les Cavernicoles. Les grottes habitées par un grand nombre de Chéiroptères sont non seulement peuplées par de nombreux Cavernicoles, mais envahies par tout un monde de Troglophiles et même de Lucicoles ordinaires. Un grand dépôt de guano frais offre le spectacle du plus extraordinaire développement de vie qu'on puisse voir.

d.) De plus les Animaux sauvages entraînent dans les grottes leurs proies pour les dévorer, et les miettes de leur table sont soigneusement recueillies par les Cavernicoles. L'Homme lui-même contribue au ravitaillement des grottes qui sont aménagées pour les touristes. CALL (1897) cite un endroit de la grotte de Mammoth, où les touristes ont l'habitude de déjeuner, qui possède une faune plus abondante à cause des reliefs de ces festins. On devrait même essayer, dans une grotte bien choisie, de fournir aux Cavernicoles une nourriture abondante et régulière ; nul doute qu'ils n'augmentent en nombre, ce qui rendrait plus facile l'inventaire de la population souterraine et la découverte des pontes et des larves.

e.) Les champignons se développent souvent en abondance sur les matières organiques, entraînées dans les grottes, fournissant ainsi une abondante nourriture à certains Cavernicoles.

f.) Dans les microcavernes, l'aliment est fourni tantôt par les déjections de l'architecte et les réserves qu'il accumule, tantôt par le matériel même qui a servi à bâtir la demeure.

Conclusion. — Il me semble difficile d'admettre que l'inanition est une condition normale d'existence pour les Cavernicoles. Le vaste domaine souterrain offre des ressources alimentaires dans toute son étendue ; ces ressources sont en certains endroits tellement abondantes qu'elles provoquent les incursions des Lucicoles ; en d'autres endroits elles sont plus rares, et, finalement, en quelques endroits elles *paraissent* absentes. En tous cas, cet état de choses n'a pu avoir d'influence sur la taille des espèces cavernicoles ; tout au plus s'est-elle fait sentir sur le nombre des individus. La disparition accidentelle et seulement temporaire des victuailles dans une portion du domaine souterrain n'entraîne pas forcément la mort de tous les habitants ; car, d'une part même les aquatiques sont capables, en général, d'émigrer en utilisant la terre ferme et, d'autre part, les Cavernicoles sont capables de supporter, comme les Lucicoles voisins, des jeûnes prolongés.

Toutes les théories qui reposent sur l'influence de la pénurie de nourriture manquent donc de base.

8° La lutte pour l'existence. — Darwin (1859) émit l'idée que la lutte pour l'existence devait être à peu près nulle dans les cavernes ; Packard (1889) accepte cette opinion et considère l'absence de sélection naturelle comme caractéristique pour le domaine souterrain. D'autres auteurs les ont suivis dans cette voie. Il est pourtant difficile de concilier cette hypothèse avec la croyance dans la pénurie de nourriture ; où la nourriture est pauvre, la concurrence vitale doit être très violente.

C'est avec raison que Chilton (1894) et d'autres ont montré que cette idée est fausse. La concurrence vitale existe entre individus de la même espèce, la lutte est âpre entre carnivores et saprophages. Il est certain qu'on ne voit pas trop qui pourrait s'attaquer avec chance de réussite aux Protées, *Typhlomolge*, *Cambarus* et Poissons cavernicoles adultes ; mais les larves et les pontes doivent avoir nombre d'ennemis. Les Gastéropodes sont la proie des *Ischyropsalis*. Les gros Myriapodes et surtout les grosses Araignées n'ont probablement, à l'état adulte, que

peu ou point d'ennemis, mais les jeunes sont aussi exposés que dans le monde de la lumière.

En un mot, il n'y a aucune raison de croire que la lutte pour l'existence et la concurrence vitale soient beaucoup moins actives là qu'ailleurs.

Des conditions d'existence que présente le domaine souterrain, l'obscurité, la température constante et basse, et l'humidité, sont générales et importantes ; les autres ont une action plus limitée ou moins continue. Il nous faut examiner maintenant quelle influence elles ont exercée sur les êtres cavernicoles.

III. Influence des conditions d'existence que présente le domaine souterrain sur les Cavernicoles.

1° Influence de l'obscurité

L'étude de cette influence a donné lieu aux travaux les plus nombreux en Biospéologie, et tous les spécialistes anciens et modernes s'en sont occupés. Il n'en est pas résulté que nous ayons des idées claires et définitives sur le sujet ; au contraire ! C'est dans cette question que l'on observe, en effet, le plus inextricable enchevêtrement de faits plus ou moins bien observés, d'hypothèses hardies et vaguement justifiées, et de généralisations hâtives. Il me semble que cela est dû surtout au fait que le problème a été mal posé et sa solution mal abordée. Examinons, en effet, les points les plus importants de la question.

A.) *Influence de l'obscurité sur la coloration des Cavernicoles.*

La coloration des êtres vivants est due à plusieurs causes :

a.) Coloration due à la structure des téguments ou coloration optique. Les téguments peuvent être absolument incolores et produire par réflexion, interférence ou diffraction des rayons lumineux, l'effet des couleurs les plus vives. L'influence de l'obscurité sera donc nulle sur ces colorations.

b.) Coloration due à la nature chimique des téguments (1). Certains téguments pourraient être colorés pour une raison analogue à celle qui est cause que l'acide picrique par exemple est jaune ou que le sulfate de cuivre est bleu ; la couleur dans ces cas est une propriété physique qui dépend de la constitution du corps et ne peut être modifiée que par une réaction chimique qui transforme ce corps en un autre chimiquement différent. Les colorations qui sont dues à ces causes sont donc soustraites à l'action de la lumière.

Il est possible que la coloration des Coléoptères cavernicoles, par exemple, puisse rentrer dans cette catégorie, qu'elle dépende par conséquent de la composition chimique de la chitine qui forme leurs téguments. Il est possible aussi que leur couleur brune soit due à une substance colorante qui imprègne la chitine. Je ne crois pas que la question ait été scientifiquement examinée. Chez les Coléoptères qui viennent d'éclore, la chitine est brune et translucide ; elle a le même aspect que la chitine des Coléoptères cavernicoles. Ces derniers ne présentent aucun pigment figuré ni dans leur chitine ni dans leur épiderme, et la plupart des oculés ont perdu même le pigment rétinien.

Si la couleur brune, fondamentale, de la chitine des Coléoptères est due à une matière surajoutée, cette matière est extraordinairement stable et la lumière ne l'influence en aucune façon. Par contre, leurs pigments figurés paraissent, en général, avoir besoin de lumière pour se former ou pour apparaître.

Viré (1899) a donc tort d'affirmer, sans avoir résolu ces questions préliminaires indispensables, qu'il y a deux sortes de « pigments » ! Celui des Coléoptères, très tenace, car pas un seul de ces animaux n'est « dépigmenté », et celui des autres animaux, qui disparaît. Les Coléoptères cavernicoles comme *Aphaenops* et *Bathyscia* sont à compter parmi les plus « dépigmentés » des Cavernicoles.

Les êtres dont la coloration est due aux deux causes énumé-

(1) Les distinctions que j'admets ont un but pratique ; je ne m'occupe pas ici des causes intimes des colorations.

rées plus haut seront donc toujours colorés, quelle qu'ait été la longueur du séjour de leur espèce à l'obscurité. A moins de prétendre que le séjour à l'obscurité puisse modifier la structure physique ou la composition chimique des téguments, ce qui *a priori* n'est pas impossible, mais qu'il faudrait encore démontrer, il est inutile de faire intervenir panmixie, troglophilie ou autres xies et lies dans leur histoire.

c.) Coloration due aux pigments variés logés dans l'épiderme. Les substances colorées, qu'on dénomme pigments, sont de nature très différente. Il y a des pigments formés de corps facilement réductibles, des albuminoïdes, des graisses, etc., et des pigments formés par des substances très fixes, généralement produits d'excrétion (guanates, urates, etc.). L'action de la lumière sur des substances si différentes au point de vue chimique doit donc être, *a priori*, très différente, et elle l'est en effet. Un pigment excrétoire que les amoebocytes viennent loger dans les téguments par diapédèse est certainement soustrait à l'action de la lumière. Les Polychètes tubicoles, si vivement colorés dans les parties de leur corps qui ne quittent jamais le tube opaque, ont leurs téguments remplis de ces pigments. Par contre l'étiolement des Plantes à l'obscurité démontre sous quelle dépendance étroite le pigment chlorophyllien est de la lumière. Il est inutile d'insister sur ces vérités évidentes et que pourtant *tous* les Biospéologistes paraissent avoir oubliées.

Les trois causes de coloration énumérées plus haut peuvent produire la coloration soit isolément soit en se combinant dans les proportions les plus variées.

C'est à la lumière des considérations précédentes que la question des effets de l'obscurité sur la coloration des Cavernicoles doit être abordée. Mettre des êtres vivants à l'obscurité et dire ensuite: un tel a changé de couleur et tel autre est resté coloré, cela ne signifie absolument rien. Il faut déterminer d'abord quelle est la nature de la coloration du sujet en expérience, et étudier ensuite les effets sur chaque espèce de coloration en particulier. Et il ne faut pas négliger de s'assurer si les conditions

nouvelles auxquelles sont soumis les êtres en expérience ne peuvent pas provoquer indirectement un changement dans le pigment par une influence directe sur les processus vitaux qui lui donnent naissance.

L'étude de la question de la coloration des Cavernicoles est donc à reprendre entièrement ; néanmoins, l'observation a montré, et de grossières expériences ont confirmé, que beaucoup de colorations disparaissent à l'obscurité.

Un premier caractère général des Cavernicoles est donc la dépigmentation plus ou moins complète.

Mais il reste à examiner dans chaque cas particulier si la souche de l'être cavernicole considéré était pigmentée ou non ; en d'autres termes, il faut rechercher si la dépigmentation est héréditaire ou acquise, car il existe, comme chacun sait, nombre d'êtres épigés dépourvus de couleur.

Cette manière d'envisager le problème de l'influence de l'obscurité sur la coloration des Cavernicoles me dispense d'examiner toutes les hypothèses, théories et rêveries que ce problème a suggérées aux Biospéologistes, car aucune n'est basée sur des recherches expérimentales, et toutes pèchent par la méconnaissance plus ou moins complète des considérations exposées plus haut.

B.) *Influence de l'obscurité sur les appareils visuels des Cavernicoles.*

Beaucoup de Cavernicoles sont dépourvus de tout appareil visuel ; mais il y en a d'autres qui en ont un plus ou moins réduit ; d'autres, enfin, présentent des yeux aussi bien constitués que ceux des Lucicoles les plus typiques. Il est résulté de ces faits contradictoires en apparence un nombre considérable de théories et hypothèses. HAMMAN (1896) nie même que l'obscurité puisse produire la cécité, ce qui pourtant est absolument certain.

L'explication des faits ne me semble pourtant pas bien difficile, lorsqu'on tient compte d'un certain nombre de considérations qui, à mon avis, placent la question sur son véritable terrain.

a.) Un certain nombre de Cavernicoles descendent de souches lucicoles aveugles ; ils n'ont donc, au point de vue visuel, rien eu à perdre par le changement d'habitat (1).

b.) La majorité des Cavernicoles se sont recrutés parmi les Lucifuges, qui présentent naturellement soit un développement faible, soit une réduction plus ou moins prononcée de l'appareil optique. Que cette réduction se soit accentuée et achevée par le séjour à l'obscurité complète, ou que l'évolution de l'appareil optique se soit arrêtée, cela va de soi.

c.) L'immigration des différentes espèces dans le domaine souterrain s'est faite à des époques très différentes ; l'influence de l'obscurité sur l'appareil optique a donc été plus ou moins prolongée, et la durée de cette influence a une importance considérable sur le résultat final. Mais le facteur « durée de l'influence » n'est pas le seul qu'il faut considérer. Ce serait une erreur de conclure que plus un Cavernicole, à souche oculée, est aveugle, et plus longue a été la durée de son séjour dans le domaine souterrain. Un Crustacé complètement aveugle peut être un Cavernicole beaucoup plus récent qu'un Batracien à œil à peine rudimentaire. Ces faits en apparence contradictoires s'expliquent facilement par les considérations suivantes :

La perception de la lumière est une propriété primitive de la matière vivante. Cette propriété générale, d'abord impartie à toute la surface du corps, se localise, au fur et à mesure du perfectionnement de l'organisme, en des points de plus en plus spécialisés, les yeux, et au fur et à mesure que ces yeux se perfectionnent le reste de la surface du corps devient de plus en plus insensible aux excitations lmineuses. De plus, l'apparition des téguments opaques augmente encore cette insensibilité. Il résulte de là que l'importance de l'œil dans la biologie des différentes espèces est très différente. Capitale chez un Mammifère ou chez un être à téguments opaques, elle est insignifiante chez

(1) Je n'examine pas ici la question générale : Pourquoi y a-t-il des animaux qui ont perdu leurs yeux ? mais uniquement la question spéciale : Pourquoi y a-t-il des Cavernicoles oculés et des Cavernicoles aveugles ?

un Crustacé inférieur, par exemple. Remarquons aussi qu'un être à sensations optiques hautement spécialisées (un Mammifère par exemple) descend d'une longue lignée chez qui l'importance de l'appareil optique est devenue de plus en plus grande, d'où pour cet appareil une « inertie héréditaire » de plus en plus grande opposée aux modifications. Un être à sensations optiques encore peu spécialisées (un Crustacé inférieur par exemple) possède une « inertie héréditaire » nulle ou faible pour son appareil optique. L'appareil optique du premier persistera longtemps malgré les causes adverses, et se conservera sous forme d'organe rudimentaire, l'appareil optique du second pourra disparaître rapidement sans laisser de traces.

d.) Les espèces diffèrent aussi par le degré de développement des autres organes des sens qui peuvent suppléer plus ou moins aux fonctions de l'œil. Il en résulte une autre cause de diversité dans l'importance de l'appareil optique chez les différentes formes.

e.) D'autre part, si les appareils optiques dans la série animale sont analogues au point de vue de la fonction qu'ils remplissent, ils ne sont point homologues au point de vue de leur origine, et ils sont très différents au point de vue de leur structure et de leur situation. Ils sont aussi très diversement protégés contre les agents extérieurs.

On peut donc dire que les appareils optiques ne sont, ni homologues dans les différents groupes, ni phylogénétiquement du même âge chez les différentes espèces, ni également importants dans l'économie des différentes formes. La même influence s'exerçant pendant la même durée sur des appareils si différents produira forcément des effets d'intensité différents.

A ces considérations générales il faut ajouter un certain nombre de facteurs spéciaux qui interviennent dans les modifications que peut subir l'appareil optique, par exemple la panmixie chez les Cavernicoles récents, non encore isolés de leur souche, les différences sexuelles (*Machaerites* à ♂ oculé et ♀ aveugle), etc., etc.

De tout cela il résulte que les divergences que présentent les

Cavernicoles au point de vue visuel s'expliquent très naturellement ; il résulte aussi qu'il est impossible d'établir une théorie générale s'appliquant à l'ensemble de la faune cavernicole. Les appareils optiques de chaque groupe homogène de Cavernicoles ont leur histoire particulière ; mais ces histoires partielles n'ont été que trop rarement tentées jusqu'à présent.

J'ai dit, en commençant, que l'influence de l'obscurité sur l'appareil optique était certaine. PACKARD (1889) soutient même que l'absence de la lumière produit toujours la cécité complète. HAMMAM (1896) le nie et attribue la cécité à des causes inconnues. SEMPER (1880) déclare que l'absence de lumière ne produit pas nécessairement la cécité, etc. Pour résoudre la question il faut nécessairement faire intervenir l'expérience, sans toutefois oublier que les études faites sur les Animaux très inférieurs, à appareil optique peu spécialisé, ne peuvent résoudre le problème. Chez ces Animaux, en effet, les appareils optiques sont si peu stables, si peu importants dans l'économie vitale de l'être, que la moindre influence peut les faire disparaître. Il faut donc s'adresser aux groupes à appareils bien conformés et assez évolués.

L'observation montre que la perte ou la réduction de cet appareil se produit toujours chez les espèces normalement ou originairement obscuricoles quand elles ont été suffisamment longtemps soustraites à la lumière, et l'expérience confirme les résultats de l'observation. FRIES (1873) le constate chez *Gammarus fossarum* Koch. VIRÉ (1904) a montré que chez *Gammarus fluviatilis* une dissociation des rétinules avait lieu après un an de séjour à l'obscurité (1).

La réduction plus ou moins complète de l'appareil optique est donc un second caractère très général des Cavernicoles.

(1) Une Anguille paraît faire exception, car au bout de cinq ans les yeux s'étaient hypertrophiés jusqu'à doubler de volume « mais le système nerveux optique s'est plutôt réduit, marquant ainsi que l'hypertrophie de l'organe externe devra sans doute plus tard faire place à une atrophie », déclare VIRÉ. Ne s'agirait-il pas plutôt dans ce cas d'une hypertrophie de l'œil analogue à celle constatée chez les Anguilles arrivées à maturité sexuelle pendant leur séjour dans les régions abyssales marines ?

C.) *Influence de l'obscurité sur le développement des organes des sens non visuels*

Les Cavernicoles présentent souvent un développement considérable de certains organes de sens autres que les visuels. Les auteurs interprètent généralement ce fait comme le résultat d'une modification compensatrice pour la perte des yeux. PACKARD (1889, p, 123) déclare : « As has been observed by some who have written upon cave Animals, the atrophy of the eyes and consequent loss of vision have been made up, in part at least, by a corresponding hypertrophy of the organs of touch and smell. »

Cette manière de s'exprimer ne me paraît pas juste, car ce n'est pas la cécité, la perte des yeux, qui provoque seule la compensation, mais bien la vie à l'obscurité complète. Comme l'œil ne peut être d'aucune utilité sans la présence de la lumière, le Cavernicole oculé doit être aussi compensé que l'aveugle. C'est ce qui s'observe en effet. Si l'on tient au mot « compensation », il faut donc dire « compensation pour l'impossibilité de voir » et non « compensation pour la perte des organes visuels ».

Cette question de la compensation a donné naissance à nombre d'hypothèses et affirmations contradictoires, comme celle de la disparition des organes visuels, et cela aussi faute d'une analyse critique et rationnelle des faits. On a, en effet, découvert un état de choses très difficile à expliquer par des théories générales, dont cependant les auteurs n'ont pas cru devoir s'abstenir.

1.) On a trouvé des Cavernicoles qui ne sont pas compensés.

2.) Il y a des Cavernicoles très faiblement compensés.

3.) On en a trouvé d'autres qui présentent un développement considérable de certains organes des sens, qui par conséquent sont très fortement compensés.

Ces catégories reposent sur des observations parfaitement exactes. Il n'en est pas de même, à mon avis, de la quatrième catégorie.

4.) Un certain nombre de Cavernicoles seraient pourvus d'organes spéciaux, néoformations qu'on ne retrouverait point chez leurs souches lucicoles. C'est HAMMAN (1896) qui est surtout le champion de cette manière de voir. Or, les exemples que cite l'auteur ne sont pas probants, car les organes qu'il donne comme nouveaux existent aussi chez les Lucicoles, seulement beaucoup moins développés. Je ne crois pas qu'on puisse citer, actuellement, un seul exemple de la néoformation d'un organe sensoriel due au séjour dans les cavernes.

Quoi qu'il en soit, il reste à expliquer la présence simultanée dans le domaine souterrain d'Animaux non compensés ou à compensations variées.

Plusieurs considérations permettent d'arriver à une compréhension satisfaisante de cette contradiction.

Les organes des sens servent à donner à l'animal les notions du monde extérieur qui lui sont nécessaires pour sa défense, sa nourriture et sa reproduction. Pour beaucoup d'animaux inférieurs ces notions à acquérir sont peu nombreuses et simples. Le changement survenu dans l'habitat ne produit pas de changement appréciable dans leur biologie. Il ne peut donc pas y avoir de compensation pour ces animaux.

Il en est de même pour ceux qui descendent de souches lucicoles aveugles, car la compensation existait avant la pénétration dans le domaine souterrain.

Les Lucifuges, souches de presque tous les Cavernicoles, sont également plus ou moins compensés, et leurs descendants souterrains ont donc hérité des dispositions déjà acquises et n'ont eu qu'à les perfectionner.

Restent enfin les Cavernicoles, rejetons de Lucicoles oculés. Si l'œil joue un rôle peu important dans l'économie vitale du groupe, la compensation sera faible ; elle sera forte, si l'importance de l'organe visuel est considérable.

Cette compensation sera faible également, et même nulle, dans le cas où le changement d'habitat a été très favorable à l'immigré, soit en ce qui concerne l'acquisition de la nourriture,

soit pour la défense contre les ennemis. Les Aranéides offrent des exemples nombreux à ce sujet.

Aucune théorie générale ne peut donc embrasser tant de possibilités variées ; mais les histoires particulières de chaque souche donneraient d'intéressants résultats si on voulait bien les entreprendre.

Examinons maintenant de quelle manière se manifeste la compensation.

ORGANES DE TACT. — Tout le monde est d'accord à leur sujet. L'allongement souvent considérable des antennes, l'hypertrophie des organes tactiles de la peau, etc., est tellement nette qu'aucun doute ne peut exister sur ce point. Ce sont incontestablement les organes tactiles qui ont été intéressés le plus profondément et les premiers par la compensation.

Mais tous les exemples qu'on trouve dans les auteurs ne sont pas bien choisis ; on a décrit souvent chez les Cavernicoles des organes tactiles dont on attribuait le développement plus ou moins considérable à la compensation quand, en réalité, ce n'était qu'un caractère héréditaire, et cela parce qu'on avait négligé d'étudier comparativement les souches lucicoles de ces Animaux. Ainsi a fait VIRÉ (**1899**) pour les poils de certains Coléoptères.

ORGANES DE L'OUÏE ET DE L'OLFACTION. — Il règne encore beaucoup d'incertitude au sujet de ces deux sens. PACKARD (**1889**) admet que l'odorat est plus développé chez les Cavernicoles et cite plusieurs exemples qui lui paraissent probants. Par contre, il constate que les *Cambarus* aveugles ont des otocystes dégénérés et que *Amblyopsis* n'est pas sensible au son. HAMMAN (**1896**) croit aussi que l'odorat se développe plus que le sens de l'ouïe. VIRÉ (**1899**) admet l'hypertrophie de l'ouïe et décrit, chez les *Aselles* lucicoles soumis à l'obscurité, des allongements progressifs de certains poils spéciaux, auxquels il attribue cette fonction. Le même auteur (**1904**) constate la même chose chez des *Gammarus fluviatilis* élevés à l'abri de la lumière.

Il est donc impossible, encore une fois, d'établir une règle générale et l'on doit se borner à étudier et expliquer les cas particuliers.

ORGANES NOUVEAUX A FONCTIONS INDÉTERMINÉES. — DOLLFUS et VIRÉ (**1905**) décrivent un certain nombre de poils sensitifs qui seraient très développés chez les Cirolanides et Sphaeromiens cavernicoles, et auxquels ils supposent des fonctions particulières, sans d'ailleurs apporter plus de lumière sur cette délicate question. Il n'est pas démontré, d'ailleurs, que ces formations n'existent pas chez les formes voisines lucicoles.

HAMMAN (**1896**) est tout à fait catégorique sur cette question. Il décrit chez des Crustacés, Aptérygogéniens, Coléoptères, Poissons, des organes qu'il considère comme nouveaux, comme spéciaux aux Cavernicoles, et qui seraient dus à une compensation pour la perte de la vue. J'ai déjà exprimé mes doutes sur la véracité de cette manière de voir; j'ajoute que ABSOLON (**1902**) déclare formellement que les Aptérygogéniens cavernicoles n'ont pas d'organes de sens spéciaux, et j'affirme, en connaissance de cause, la même chose pour les Oniscidés des cavernes (*Titanethes*, etc.)

FORME DU CORPS ET DES MEMBRES. — Signalons enfin que la forme aplatie ou allongée du corps et l'allongement des pattes de certains Cavernicoles sont considérés comme dus aussi à la compensation pour l'impossibilité de voir. Je ne vois pas en quoi ces modifications peuvent accroître le sens du toucher, comme le pense PACKARD (**1889**) ; les Animaux pourvus d'antennes n'explorent pas l'espace environnant avec le corps ou les pattes, et pourtant ce sont justement ces Animaux que PACKARD cite à l'appui de sa manière de voir. Nous verrons plus loin (voir p. 419) qu'on peut trouver de meilleures explications pour la modification de la forme du corps ; quant à l'allongement des pattes, il se peut que dans une certaine mesure il soit dû à l'effet de la compensation, mais seulement chez les Animaux dépourvus d'appendices tactiles spéciaux comme les antennes,

les cerques, les palpes, et qui utilisent les pattes à leur place. (Certains Arachnides, etc.)

D'autre part la compensation par allongement des pattes peut être admise sans faire intervenir le sens tactile. Cet allongement a certainement pour effet une rapidité plus grande des mouvements, très utile à l'animal privé de vue, soit pour capturer une proie, soit pour fuir un ennemi, proie ou ennemi dont la présence ne lui est signalée que par contact direct, ou du moins à partir d'une distance beaucoup plus faible que lorsqu'il s'agit d'un animal pouvant voir. C'est pour des raisons semblables que les organes préhensifs se sont allongés dans nombre de cas. (*Blothrus*, Opilionides, etc.)

Tel n'est cependant pas l'avis de VIRÉ (1899, p, 84) qui croit que les pattes des *Campodea* cavernicoles se sont allongées (et aussi amincies, E. G. R.) « pour pouvoir supporter le poids croissant des antennes et des *cerci*, et fournir en même temps une plus large base de sustentation à l'animal, confirmant une fois de plus la théorie du balancement des organes de Et. Geoffroy-Saint-Hilaire. »

Je ne veux pas examiner jusqu'à quel point l'interprétation qu'on vient de lire « confirme... la théorie du balancement des organes » car c'est affaire à régler entre VIRÉ et Geoffroy-Saint-Hilaire ; mais je suis effrayé des conséquences qu'elle pourrait avoir si elle exprimait des causalités mécaniques réelles : l'Hippopotame monté sur pieds de grue ! Voilà une vision de cauchemar bien faite pour troubler l'âme du zoologiste !

ETHOLOGIE. — J'attire seulement l'attention sur un point qui n'a pas été signalé. Un changement dans les mœurs de l'Animal peut être suffisant pour compenser la perte de la vue et même des autres sens. Le monde des parasites offre des exemples frappants à cet égard. Un Animal lucicole, pourvu des organes visuels les plus développés, mais qui doit dépenser une activité considérable pour gagner sa nourriture, peut, en exploitant un gisement alimentaire nouveau, être placé dans les conditions favorables du parasite. Le guano des Chauves-souris,

accumulé souvent en grande quantité dans les grottes, n'a-t-il point occasionné de semblables tranformations ethologiques? Est-il nécessaire qu'un Saprophage lucicole soit compensé pour qu'il puisse vivre en paix dans ces grandes réserves de nourriture, et sa biologie n'est-elle pas analogue à celle des Parasites?

D.) *Influence de l'obscurité sur les phototactismes des Cavernicoles.*

Un appareil optique spécialisé et compliqué est nécessaire pour percevoir les formes éclairées des objets ; il n'en est pas de même pour la perception des différences d'éclairement. La sensation lumineuse paraît être une propriété fondamentale de la matière vivante ; moins une cellule est spécialisée et plus cette perception lui est facile. Beaucoup d'Animaux conservent cette propriété, même quand ils ont des appareils optiques assez évolués, et perçoivent les différences d'éclairement par toute la surface de leur corps.

Le fait a été constaté souvent sur des An maux lucicoles, soit aveugles, soit artificiellement aveuglés, comme les Amphipodes, Myriapodes, Blattes et même les Tritons. Les êtres lucifuges réagissent à la lumière, après l'extirpation des yeux, avec autant de précision que les témoins oculés.

Les Animaux supérieurs seuls, et ceux recouverts d'une carapace opaque, ont perdu ce pouvoir sensoriel généralisé.

Les Cavernicoles, qu'ils aient été primitivement aveugles ou bien qu'ils aient secondairement perdu leurs yeux, ont donc eu en héritage de leur souche superficielle cette faculté de percevoir les différences d'éclairement, et ils l'ont naturellement conservée, car elle leur est fort utile. Si, en effet, les Cavernicoles aveugles ne percevaient pas la lumière, ils resteraient plus difficilement confinés dans le domaine souterrain, qui, comme on sait, a des communications faciles avec les régions superficielles ; souvent, en effet, leurs autres sens ne leur suffiraient pas pour cela. Il est donc probable que la vie à l'obscurité n'a pas pu avoir d'influence sur ce point de physiologie des Cavernicoles. L'observation et l'expérience ont d'ailleurs montré que les Cavernicoles sont

fortement lucifuges. Cette photophobie paraît même très générale, malgré quelques observations qui paraissent fournir des exceptions.

JOSEPH (1882) et CALL (1897) prétendent que les Cavernicoles aveugles sont tous insensibles à la lumière ; s'ils fuient quand on les éclaire avec des sources artificielles de lumière, c'est parce qu'ils sont atteints par les rayons caloriques. Mais PIOCHARD DE LA BRÛLERIE (1872) a par avance donné de bons arguments contre cette manière de voir, que des observations ultérieures contredisent formellement.

On lit dans PACKARD (1889, p. 127) que *Amblyopsis* serait insensible à la lumière, chose possible *a priori*, ce Poisson pouvant être rangé dans la catégorie des Animaux à appareil optique hautement organisé ayant perdu la sensibilité lumineuse généralisée. Mais les observations plus récentes d'EIGENMANN (1898) montrent que tous les Amblyopsides, qu'ils soient aveugles ou oculés, sont lucifuges.

On a cité aussi des Coléoptères cavernicoles aveugles qui seraient insensibles à la lumière. Les Coléoptères sont, en général, pourvus d'une chitine tellement pigmentée qu'elle doit être opaque, mais les Cavernicoles ont une chitine très transparente et complètement dépourvue de pigment figuré ; il n'est donc pas étonnant que l'insensibilité aux rayons lumineux ait été fortement contestée. Il faudrait donc reprendre cette question.

Il n'a été question jusqu'ici que de l'insensibilité de certains Cavernicoles aveugles vis-à-vis de la lumière ; VIRÉ (1899) est le seul qui ait constaté chez ces Animaux un phototactisme positif. Il dit, en effet, que les *Niphargus*, quoique aveugles, sont attirés par une lumière faible et mis en fuite par une forte lumière. Les *Niphargus* devraient donc être des Animaux de pénombre, ils devraient habiter les entrées des grottes, si l'observation de VIRÉ était exacte. Or, elle me paraît contestable, car ces Crustacés se trouvent dans les endroits les plus obscurs du domaine souterrain.

Il n'y a pas lieu d'examiner ici le mécanisme intime et la

raison du phototactisme négatif des Cavernicoles. Ces questions intéressent la Biologie générale et se posent pour tous les Animaux. Signalons pourtant aux biologistes, que ces questions préoccupent, la théorie nouvelle de VIRÉ (1899) qu'on pourrait désigner sous le nom de « *théorie de la pigmentation instantanée* : La lumière développe le pigment. « Cette repigmentation ne doit pas être sans produire un retentissement dans tout l'organisme. Il doit y avoir une excitation nerveuse intense, qui produit, dans ce système nerveux hypertrophié dans toute sa partie sensorielle, des sensations vives et désagréables ». Tout en admirant l'élégance avec laquelle cette théorie résout les difficiles problèmes des phototactismes, il n'est pas possible de se dissimuler qu'elle sera difficilement acceptée par les biologistes compétents.

E.) *Influence de l'obscurité sur les mœurs des Cavernicoles.*

Beaucoup d'Animaux superficiels, même si ce ne sont pas des Lucifuges caractérisés, se tiennent cachés sous des abris ou dans des trous, non seulement pour fuir la lumière, mais pour se défendre contre les intempéries ou contre leurs ennemis, et pour se soustraire à une dessication contre laquelle ils sont en général faiblement armés.

Cette habitude, sauf de rares exceptions, est absolument constante chez les groupes dont les rejetons ont peuplé les cavernes.

Le domaine souterrain est obscur et humide, on ne constate pas d'intempéries comparables à celles de la surface, et les carnivores sont privés du sens de la vue. Quelques biospéologistes en conclurent que l'habitude de se cacher sous un abri doit avoir disparu chez les Cavernicoles comme inutile, car il n'y a pas de raison de croire qu'un organe peut s'atrophier par non usage et qu'un instinct puisse persister dans les mêmes conditions.

BANTA (1905) constate que cette habitude persiste, mais il ne démontre pas qu'elle est inutile, et c'est là que gît le nœud de cette intéressante question qui mériterait des études précises.

Une autre question présente non moins d'intérêt. Les Luci-

fuges qui n'ont pas transformé leur maison en piège pour attraper leur proie ou qui n'ont pas élu domicile au sein de la matière alimentaire, c'est-à-dire la grande majorité, ne sont pas sédentaires. Ils sortent la nuit pour se procurer la nourriture ou pour satisfaire leurs besoins génitaux. Ils ont donc une période d'activité alternant régulièrement avec une période de repos.

Cette périodicité a-t-elle persisté dans les mœurs de leurs descendants cavernicoles alors qu'elle est devenue complètement inutile, la nuit continuelle étant l'état normal du domaine souterrain ?

2° Influence de la température constante et basse

Cette influence pourrait se manifester de plusieurs façons :

a.) Perte ou réduction de l'aptitude à résister aux variations.

Les Superficiels poïkilothermes peuvent supporter indéfiniment de très fortes variations de leur température propre. En est-il de même pour les Cavernicoles qui habitent un milieu à température constante ? Ne doit-on pas logiquement s'attendre à voir diminuer chez ces derniers l'aptitude devenue inutile de résister aux variations ? C'est ce que s'est dit probablement Viré (**1899**) quand il déclare que les *Niphargus Virei* meurent entre 16° et 21° et *N. puteanus* entre 13° et 23°, et que la température basse de 5°,7 suffit pour les tuer. Or, il est manifeste que nos *Gammarus* superficiels ne seraient pas incommodés par de semblables températures. Mais Gal (**1903**) conteste l'exactitude des chiffres de Viré, car les *Niphargus* ont parfaitement vécu dans une eau dépassant souvent 25°, et *Cæcosphæroma* ne périt pas après la congélation de l'eau de sa prison.

Des expériences précises, et surtout comparatives, sont donc nécessaires pour tirer cette affaire au clair ; mais il ne faut point oublier que la résistance des Poïkilothermes aux variations de température est surtout passive, physique plutôt que physiologique. On conçoit donc que cette résistance puisse ne pas être influencée par l'action du milieu extérieur.

S'il est, par conséquent, possible que la résistance des Caver-

nicoles aux variations de température soit égale à celle des Superficiels, il n'en résulte pas nécessairement que pareils changements doivent être ressentis de la même façon par les deux catégories d'êtres. Il se peut que les Cavernicoles ressentent ces variations plus fortement et que, par conséquent, elles puissent constituer une barrière des plus solides à leur dispersion. L'action du milieu peut hyperesthésier ou affaiblir une sensation.

Mais la question, faute d'expérience, reste entière.

b.) Suppression des périodes fixes de reproduction.

Les Arbres, dans les régions à différences saisonnières considérables, passent par des périodes de repos fonctionnel qui se manifestent pas la chute des feuilles. On sait que ces Arbres à feuilles caduques, perdent leurs feuilles à époque fixe, même lorsqu'ils sont transplantés dans des pays sans saisons. Il existe donc chez ces Végétaux une sorte de mémoire héréditaire d'un événement qui ne peut plus les influencer. Existe-t-il semblable mémoire héréditaire chez les Animaux pour les périodes sexuelles qui dérivent aussi d'une adaptation aux variations saisonnières ? En d'autres termes, les Cavernicoles, qui habitent un milieu à température constante, ont-ils des périodes de maturité sexuelle comme leurs souches lucicoles soumises aux variations saisonnières ?

BEDEL et SIMON (1875) affirment que les générations de Cavernicoles se succèdent sans intervalle. HAMMAN (1896) a trouvé de jeunes *Titanethes* en mai et en septembre, mais il constate que *Proteus* pond seulement au mois de mai.

Ces observations sont insuffisantes pour conclure. Il est certain que l'hétérogène agglomération de formes qui constitue la faune cavernicole doit présenter de grandes différences aussi à ce point de vue. Néanmoins, il est possible que l'étude de cette question puisse fournir des données intéressantes sur l'époque de l'immigration d'une forme dans le domaine souterrain

c.) Suppression de l'hivernation ou de l'estivation.

Ce que je viens de dire de la périodicité sexuelle s'applique aussi à l'hivernation et à l'estivation. JOSEPH (1882) dit que les habi-

tants de l'entrée des grottes hivernent, mais que ceux qui vivent dans les parties profondes, à température constante, n'hivernent pas. C'est ce que l'on observe, en effet, généralement ; mais il peut y avoir des exceptions ; d'ailleurs, toute la question est à reprendre avec des observations plus rigoureuses.

d.) Diminution de l'activité fonctionnelle.

Les partisans de la famine souterraine invoquent la température constante et basse pour expliquer la résistance des Cavernicoles à l'inanition. CHILTON (**1894**) dit, en effet, que l'activité fonctionnelle de l'organisme étant moindre dans une température constante et basse, la consommation de la machine animale doit être plus faible. VERHOEFF (**1898**) admet même l'existence, en cas d'inanition prolongée, d'une sorte de vie latente rendue possible par le séjour dans un milieu froid et invariable.

Ce sommeil de jeûneur que subiraient les Cavernicoles est une supposition toute gratuite, puisqu'aucune observation directe ne l'a constaté et que, d'autre part, il est faux que l'inanition soit la condition normale de la vie du Cavernicole ; nous avons vu, en effet, que la nourriture ne manque pas dans le domaine souterrain.

L'idée que se fait CHILTON de l'influence exercée par la température constante et basse ne me paraît pas plus exacte. Je pense, au contraire, que l'activité fonctionnelle du Cavernicole doit être plus grande, somme toute, que celle de sa souche lucicole. Car, d'une part, on peut admettre que l'hivernation est en général supprimée chez les Cavernicoles et, d'autre part, le fonctionnement de l'organisme par une basse température est moins économique que par une température élevée. L'observation directe a montré que les Cavernicoles sont très agiles et la rapidité de leurs mouvements très considérable.

3 INFLUENCE DE L'HUMIDITÉ

J'ai déjà indiqué que l'air des cavernes paraissant très sèches est néanmoins beaucoup plus humide que dans bien des régions superficielles. C'est un avantage que présente le domaine

souterrain sur le domaine épigé. PACKARD (1889, p. 125) constate timidement que « ...total darkness with humidity are perhaps not so adverse to invertebrate life as would at first sight seem... » car, par anthropomorphisme, il attribue à la vue une trop grande importance dans la vie des Animaux inférieurs. Or l'humidité est un facteur bien plus important que la lumière dans la biologie de ces êtres et PEYERIMHOFF (1906) a eu parfaitement raison d'insister sur ce point.

On sait en effet que si nous exceptons les Mammifères, les Oiseaux et une partie des Reptiles, presque tous les autres Animaux sont mal organisés pour résister à l'évaporation des liquides organiques ; presque tous sont rapidement tués par déshydration.

Cependant la résistance à l'évaporation varie dans des limites assez considérables et elle est réalisée par les artifices les plus variés.

L'humidité constante et forte qui règne dans le domaine souterrain a-t-elle eu une influence sur les descendants des formes lucicoles pourvues de ces adaptations ?

On pourrait *a priori* le supposer et faire intervenir le non usage pour en admettre la modification ou la suppression. Mais seule l'expérience doit décider s'il en est ainsi, et elle n'a pas été tentée.

J'ai observé cependant que des *Trichoniscus* cavernicoles mouraient très vite lorsqu'ils étaient exposés à l'air sec, et que d'ailleurs les grottes complètement sèches (comme on en rencontre en Algérie) sont inhabitées. Je ne sais pas si le fait est général, mais il se pourrait que les Cavernicoles fussent moins défendus contre l'assèchement que leurs congénères Lucicoles. Si cela est exact, il faudrait voir là une des plus fortes barrières de dispersion des Cavernicoles et une des raisons principales de leur confinement dans le domaine souterrain.

Outre cette influence générale, l'humidité constante peut avoir exercé d'autres influences sur les habitants du domaine souterrain. Elle a pu, par exemple, rendre inutile l'épiphragme des

Gastropodes, l'enfouissement de certains Animaux qui dans le domaine superficiel recherchent l'humidité par ce moyen, etc. On manque d'études sur ce point.

Les Animaux aquatiques ont tiré aussi avantage de l'humidité qui règne dans les grottes où il se forme, comme à la surface, des flaques d'eau temporaires pendant les crues. Mais tandis que dans le domaine épigé le dessèchement est une catastrophe qui fait disparaître la plupart des adultes, force le reste à acquérir le pouvoir de reviviscence et provoque l'apparition de germes spéciaux protégés contre l'assèchement, il n'en est pas de même dans le domaine souterrain. Son atmosphère saturée d'humidité permet aux Animaux aquatiques de vivre « à sec ». Ainsi, dans la grotte de l'Oueil de Neez, j'ai trouvé un gros *Niphargus*, en parfaite santé, dans un endroit où il n'y avait pas la moindre trace d'eau liquide, et cela à la fin de l'automne après une grande période de sécheresse. Mais il y a mieux ; CARL (1904) a décrit un Copépode : *Canthocamptus subterraneus*, qui vit sur les crottes de Chauves-souris d'une grotte de Crimée, et non dans l'eau.

Ces faits expliquent aussi les rencontres d'Amphipodes et d'Aselles dans de minuscules flaques d'eau, creusées dans un encroûtement stalagmitique, où tout aliment paraît manquer. Ces Animaux peuvent, j'en suis convaincu, sortir de l'eau sans danger pour chercher au loin leur nourriture, ce qu'ils ne pourraient faire dans le monde épigé qu'exceptionnellement.

Un autre point est à noter ; comme on a signalé des Cladocères et des Copépodes cavernicoles, il serait intéressant de voir s'ils continuent à pondre des œufs spéciaux, qui résistent à l'assèchement, tout en examinant d'abord si cette habitude leur est inutile ou utile.

4° INFLUENCE DES DIMENSIONS DES ESPACES HABITABLES

Beaucoup d'auteurs ont constaté que les Cavernicoles sont plus allongés ou plus aplatis que leurs congénères Lucicoles, et ils trouvent l'explication du fait dans une compensation pour la

perte de vue. J'ai déjà indiqué (v. page 410) ce qu'il fallait penser de cette manière de voir. Faisons remarquer, en outre, que le fait n'est pas général; il existe des Coléoptères dont l'abdomen est tout à fait globuleux ; d'autre part, les Arachnides et les Opilionides présentent rarement, à ce point de vue, une différence avec les formes qui habitent à l'extérieur.

A quoi tient cette différence ? et pourquoi l'aplatissement et l'allongement n'est-il point un caractère général des Cavernicoles ? Je pense en trouver la raison d'une part dans la voie qu'ont prise les souches de ces Animaux pour immigrer dans les cavernes, et, d'autre part, dans l'influence de leur habitat normal. Je crois donc que ces caractères peuvent être aussi bien acquis qu'héréditaires.

Les Cavernicoles qui ont envahi le domaine souterrain par les fentes, et qui les habitent encore, sont ceux qui présentent surtout cet aplatissement et cet allongement. CHILTON (1894) attribue, avec juste raison, l'allongement des Crustacés qui habitent les nappes phréatiques de la Nouvelle-Zélande à la nécessité de circuler dans des fentes étroites. On peut expliquer de la même manière l'allongement des Cavernicoles terrestres. J'ajouterai que cet allongement et cet aplatissement ont pu se produire seulement à la suite de l'immigration secondaire des vastes espaces souterrains dans les espaces étroits ; il est possible aussi que pour certaines espèces ces qualités soient héréditaires, la fente ayant servi souvent de voie d'accès dans le domaine souterrain et ayant ainsi produit une sorte de tamisage des candidats cavernicoles.

D'ailleurs, beaucoup de Cavernicoles se sont recrutés parmi les habitants des fentes superficielles qui présentent tous des formes plates et allongées.

Les Silphides, Aranéides, Mollusques, Opilionides, etc., qui ont des formes arrondies et présentent même souvent un gonflement exceptionnel du corps, n'habitent par les fentes ; ce sont les colons des vastes espaces souterrains. La voie d'accès prise par leur souche a dû être l'entrée des grottes. Ce qui paraît

le démontrer c'est qu'on trouve encore leurs proches parents à ces entrées, stations favorites des Silphides, des Aranéides, etc.

Notons seulement ici, sans insister, les rapports encore mystérieux, mais certains, qu'il y a entre la taille des Animaux aquatiques et le volume de l'eau dans laquelle ils habitent. SEMPER (1880, T. I, pp. 195 et s.), et d'autres après lui, ont expérimentalement établi l'existence de ces rapports. On pourra faire probablement l'application de cette découverte aux Cavernicoles aquatiques habitant les bassins lacustres souterrains.

5° INFLUENCE DE L'ÉTAT DYNAMIQUE DE L'AIR ET DE L'EAU

On a maintes fois étudié les effets de l'air en mouvement sur les êtres lucicoles. On sait que les courants aériens favorisent singulièrement la dispersion des Plantes et des Animaux ; on attribue aux effets du vent la fréquence des Insectes aptères dans la faune des îles océaniennes, etc. Mais on n'a pas encore examiné, me semble-t-il, l'influence que les courants aériens peuvent exercer, soit sur le développement des organes fragiles et délicats, soit sur l'évolution des organes capables d'enregistrer les vibrations du milieu, comme certains organes des sens à fonctions statiques ou comme les appendices et poils sensitifs.

Cette influence est certaine, mais il faut noter que les différents Animaux ne la subissent pas également ; beaucoup n'offrent pas de prise à son action à cause de leur organisation, d'autres s'en affranchissent plus ou moins complètement par leur propre industrie (nids, abris variés, etc.). Mais, là où elle s'exerce, il doit se produire un arrêt ou une modification dans l'évolution progressive des organes mentionnés.

En effet, les appendices courts et fragiles doivent s'épaissir, les poils allongés et rigides doivent s'assouplir ou se raccourcir ; en un mot, cette influence se manifestera par un épaississement et un assouplissement des organes atteints.

Les organes enregistreurs de vibrations ne pourront pas accroître leur sensibilité au delà d'une certaine limite, car le

vent causerait des troubles trop graves sur un Animal pourvu d'organes trop sensibles.

Voyez ce qui se passe dans un cas analogue avec les Oiseaux de nuit, dont l'œil est extrêmement sensible ; ils ne peuvent supporter la lumière du jour.

Or, nous savons que dans le domaine souterrain, sauf rares exceptions (trou à vent, cavernes à issues multiples, etc.), il règne un calme parfait ; la circulation de l'air se fait d'une façon si lente qu'elle est pratiquement insensible. Il en résulte que l'influence dont il est question ne peut s'exercer.

Les appendices pourront se développer en longueur, et ils pourront être et fragiles et rigides. De fait cela se présente fréquemment dans le domaine souterrain, et l'on connaît la fragilité tout à fait remarquable de certains Cavernicoles (*Titanethes*, *Dolichopoda*, etc.).

D'autre part, l'hyperesthésie des organes enregistreurs de vibrations est non seulement rendue possible, mais est même très avantageuse à l'animal comme compensation pour l'impossibilité de voir.

Une observation récente et inédite de M. René Jeannel semble fournir un exemple de cette hyperesthésie.

M. Jeannel élève des *Antisphodrus navarricus* Vuill. dans des cristallisoirs recouverts d'une plaque de verre. Or, il a remarqué que ces Coléoptères paraissent indifférents aux variations d'éclairage, mais qu'ils sont d'une extrême sensibilité au moindre mouvement de l'air. Si l'on souffle sur eux, même légèrement, ils sont pris de convulsions tétaniques, et s'enfuient ensuite précipitamment.

Cette observation sera d'ailleurs approfondie et vérifiée dans les cavernes mêmes. Si c'est réellement le mouvement de l'air qui produit l'effet décrit, il en résulterait que les *Antisphodrus*, ou les Cavernicoles ayant la même sensibilité, ne doivent jamais se rencontrer dans les trous à vent ou les régions à courants d'air.

Les eaux souterraines n'offrent pas, au point de vue de leur

mouvement, de grandes différences avec les eaux superficielles ; la proportion des eaux courantes et des eaux stagnantes est à peu près la même. On ne peut donc s'attendre à trouver des différences, au point de vue de l'influence de ces mouvements, entre les formes lucicoles et cavernicoles.

6° INFLUENCE DE LA COMPOSITION CHIMIQUE DE L'AIR ET DE L'EAU

La composition chimique de l'atmosphère des cavernes est normale dans la grande majorité des cas. On ignore si les cavernes à dégagement d'acide carbonique sont inhabitées, comme c'est probable, ou s'il existe des êtres qui se sont adaptés à une atmosphère irrespirable pour les Animaux supérieurs.

L'eau stagnante des cavernes est saturée de calcaire, mais cette saturation ne lui est pas spéciale. Beaucoup de mares superficielles sont certainement dans le même cas. L'adaptation physiologique au séjour dans l'eau à divers degrés de saturation doit donc être générale chez tous les Limnobies; il est peu probable, par conséquent, qu'on puisse trouver des adaptations spéciales chez ceux qui habitent les eaux souterraines.

VIRÉ (**1899**, p. 36) prétend cependant que les téguments des *Niphargus* sont « en grande partie décalcifiés », sans d'ailleurs nous donner plus amples détails sur cette stupéfiante découverte et sans nous dire à la suite de quelles observations il a été amené à la faire.

Mais à la page 48 de son mémoire, on trouve l'explication de ce troublant mystère. Voici ce qu'on y lit ; je ne change ni un mot ni une lettre :

« CALCÉOLES. — On appelle ainsi des sortes de concrétions à structure rayonnée, dispersées sur différents points du corps.

« On y a vu parfois des organes sensoriels. Mais nous ne pensons pas que cette opinion corresponde à la réalité. Ces corpuscules sont en effet disséminés très irrégulièrement dans le tégument. Leur nombre varie de 3 ou 4 à plusieurs centaines. Sur quelques exemplaires, elles arrivent à se toucher, à se juxtaposer

et à former de véritables plaques ininterrompues. Il est donc naturel d'y voir des îlots de matières calcaires ayant résisté à la décalcification. »

Cette citation suffit pour convaincre les zoologistes que la décalcification des *Niphargus* est non une découverte mais une grave erreur. Mais ces lignes peuvent tomber sous les yeux des profanes ; expliquons leur donc ce que sont les calcéoles et les concrétions discoïdales des Amphipodes.

Les calcéoles sont des corpuscules vésiculaires, sphériques ou ovoïdes, fixés au moyen d'un pédoncule sur les appendices antennaires. Depuis leur découverte par Milne-Edwards en 1830, on a constaté leur présence chez beaucoup d'Amphipodes, mais, suivant les espèces, soit uniquement chez le mâle, soit chez les deux sexes, et tantôt seulement sur les antennes ou sur les antennules, tantôt sur ces deux sortes d'organes en même temps. Leur répartition sur l'appendice est variable et leur rôle est inconnu.

Les concrétions discoïdales des téguments des Amphipodes sont également connues depuis fort longtemps.et, comme une goutte d'acide suffit pour déceler leur véritable nature, on a toujours été d'accord qu'elles sont calcaires. On n'a pu constater aucune régularité dans la présence de ces concrétions, ni chez les espèces d'un même genre, ni chez les individus d'une même espèce. Quoi qu'il en soit, ils existent aussi bien chez les Lucicoles que chez les Cavernicoles. Et si sur « quelques individus elles arrivent à se toucher » cela doit être considéré comme une preuve d'une calcification intense des téguments de ces exemplaires, et nullement comme le signe d'une décalcification.

7° Influence du régime alimentaire

Nous avons vu qu'on ne peut admettre que dans le domaine souterrain la nourriture soit toujours rare ou même qu'elle manque souvent. Au point de vue alimentaire cet habitat n'est pas moins favorable que beaucoup d'autres habitats épigés.

La question de l'influence de la pénurie d'aliments, qui est

fort intéressante en elle-même, est une question générale et non spéciale aux cavernes. Il n'y a donc pas lieu de s'en occuper ici ; il suffit de constater que dans les cas où elle se présente, dans les cavernes ou ailleurs, elle a pour effet soit une diminution du nombre des individus ou des germes, soit un retard dans les périodes de reproduction, soit des adaptations spéciales (arrêt de l'activité fonctionnelle, formation de réserves, etc.). Elle n'influe que rarement, ou pas du tout, sur la taille des Animaux.

D'autre part, presque tous les Animaux poïkilothermes, et particulièrement ceux qui habitent des régions à fortes variations saisonnières, ont acquis, par une longue pratique des misères de cette terre et sans dommage pour l'organisme, la faculté de jeûner.

Mais les ressources alimentaires fournies par le domaine souterrain ont joué un rôle capital dans le choix des Animaux lucicoles immigrés dans les cavernes car, sauf des cas très rares (Rhizophages), la vie n'y est possible qu'aux Saprophages et aux Carnivores ou aux formes qui ont pu s'adapter secondairement à ces régimes.

8 Influence de la lutte pour l'existence

La lutte pour l'existence existe aussi dans le domaine souterrain, quoique Darwin, Packard et d'autres aient nié son existence. La sélection naturelle s'y exerce aussi bien entre individus d'une même espèce qu'entre espèces différentes. Elle ne peut provoquer l'apparition des variations ; mais elle choisit, parmi celles que d'autres facteurs font naître, les plus favorables à l'espèce. Elle rend donc de plus en plus profondes les adaptations au milieu souterrain, en faisant survivre l'espèce la mieux douée et en supprimant la moins apte.

Les espèces qui habitent le domaine souterrain sont beaucoup moins nombreuses que dans le domaine épigé ; il peut donc arriver qu'une espèce immigrée dans les cavernes puisse avoir la chance de se soustraire, complètement ou partiellement, à ses

ennemis particuliers lucicoles, et même à ses parasites. Elle pourra même être soustraite aux coups, peut-être mortels, des ennemis nouveaux que les hasards d'une migration ou d'une transformation spécifique susciteront à leur souche épigée, car ces nouveaux ennemis de la souche peuvent ne pas coloniser les cavernes. Le résultat de cet événement sera la disparition des souches et la conservation des descendants cavernicoles. On verra plus loin (voir p. 473) qu'on a de bonnes raisons de croire que les choses se sont passées ainsi pour plusieurs espèces qui habitent actuellement les cavernes.

La lutte pour l'existence et la sélection naturelle doivent aussi jouer un rôle considérable dans l'adjonction de nouveaux membres à la population, déjà adaptée, des Cavernicoles. Comme le fait remarquer VIRÉ (1899), le Lucicole qui pénètre dans le domaine souterrain est une proie facile pour le Cavernicole qui a tous les atouts dans son jeu pour vaincre l'intrus dépaysé.

Mais cela n'est exact que dans le cas où l'appareil optique joue un rôle dans la biologie de l'immigrant. Cette considération s'applique dans toute sa rigueur aux vrais Lucicoles oculés, beaucoup moins ou pas du tout aux Lucifuges qui savent se passer de la vue pour la satisfaction des besoins vitaux.

Combien est donc fausse l'idée de ceux qui s'imaginent que les cavernes ont été peuplées par de vrais Lucicoles non encore préparés par leur vie antérieure à l'habitat souterrain !

Journellement de semblables Lucicoles pénètrent dans les cavernes. Le résultat est tout autre que ne le supposent ces théoriciens ; les appareils masticatoires des Cavernicoles en savent quelque chose.

IV. Les caractères des Cavernicoles.

De ce qu'on vient de lire il résulte que le Cavernicole idéal doit présenter les caractères suivants :

Il doit être dépourvu de pigments soumis à l'influence de la lumière.

Il doit être aveugle ou pourvu d'appareil optique rudimentaire.

Il doit être compensé pour l'impossibilité de voir au moyen de l'hypertrophie des autres organes de sens et surtout de celle des organes tactiles. La sensibilité aux vibrations du milieu pourra être hyperesthésiée.

Il pourra être pourvu d'organes très fragiles.

Son corps doit être allongé et aplati, si c'est un habitant des fentes.

Ses appendices et ses membres doivent être minces et allongés.

Il doit être lucifuge, très sensible aux variations de température et sans défense contre l'évaporation des liquides organiques.

Il ne doit présenter de périodicité régulière à aucun moment de sa vie, donc ni dans son activité fonctionnelle, ni dans ses fonctions de reproduction.

Il est difficile de savoir si le Cavernicole idéal, que je viens d'esquisser, est réellement représenté dans les cavernes, car quelques-uns des caractères énumérés plus haut sont basés, faute de recherches, sur des probabilités. Néanmoins on peut citer quelques formes qui s'en rapprochent singulièrement, ainsi : *Titanethes*, *Niphargus*, *Stenasellus*, *Cirolanides*, *Neanum*, *Stalita*, *Aphaenops*, *Nocticola*, *Amblyopsis*, *Proteus*, etc.

Mais beaucoup d'autres, pourtant de vrais troglobies, ne présentent qu'un petit nombre de ces caractères. Cela tient à des causes multiples : au degré d'organisation, à l'époque d'immigration dans le domaine souterrain, à la rigueur de l'isolement, etc., causes qui ne peuvent être déterminées qu'en étudiant l'histoire complète de chaque espèce.

V. Rapports de la faune cavernicole avec les autres faunes.

Les caractères anatomiques suffisent donc, en certains cas, pour classer une espèce parmi les Cavernicoles, mais souvent ces caractères sont absolument insuffisants. D'autre part, si tous les Cavernicoles ne sont pas conformes au type intégral, il y a beaucoup de citoyens d'autres habitats qui présentent soit l'un soit l'autre de ces caractères, soit même plusieurs. Cela est dû

soit à une communauté d'origine, soit à un phénomène de convergence. Je vais donc examiner rapidement les rapports qui existent entre la faune cavernicole et quelques autres faunes.

LES LUCIFUGES ÉPIGÉS. — Parmi ces Lucifuges on trouve des espèces aveugles, dépigmentées, à organes tactiles hypertrophiés. C'est de leurs rangs que sont sortis presque tous les habitants du domaine souterrain. Entre les deux faunes existent donc les rapports les plus étroits et il est même impossible de tracer une ligne de démarcation entre elles. On trouve souvent tous les passages entre les Lucifuges superficiels et les vrais Cavernicoles (genres *Asellus*, *Cambarus*, *Trichoniscus*, *Carychium*, *Bathyscia*, etc.).

Ces rapports sont dus aussi bien à l'hérédité directe qu'à des phénomènes de convergence, car l'habitat des Lucifuges superficiels ne diffère que par des questions de degré de l'habitat souterrain ; il en diffère, pour ainsi dire, quantitativement et non qualitativement ; le second ne présente que l'exagération des qualités du premier, obscurité, humidité, température peu variable, etc.

LA FAUNE HYPOGÉE. — Les caractères des Hypogés sont presque identiques à ceux que j'ai établis pour les Cavernicoles, et pourtant, prise en bloc, la faune hypogée est très différente de la faune cavernicole. La ressemblance est due à la convergence et non aux liens du sang.

La raison me semble être la suivante :

La masse des Hypogés est formée par des végétariens et leurs ennemis spéciaux. Ils sont, en effet, souvent rhizophages ou mangeurs de détritus formés par les végétaux supérieurs (humus). C'est principalement cette question alimentaire qui les a poussés à s'enfoncer dans la terre, fréquemment (Curculionides, Gastéropodes, Rhynchotes, etc.) le long des racines. Leurs ennemis spéciaux (Aranéides, Opilionides, etc.) les ont suivis.

Dans le domaine souterrain, il n'y a pas de végétaux supérieurs ni d'humus, et la présence de racines est tout à fait exceptionnelle ; c'est cela surtout qui le différencie du domaine hypogé.

Mais pourtant la similitude des autres conditions d'existence rapproche ces deux domaines vitaux et cela rend difficile une distinction absolue entre tous les éléments de leur faune respective.

En effet, les Animaux qui ne recherchent que l'obscurité, l'humidité et une protection contre les variations de température, se rencontrent indifféremment dans les deux domaines : (*Campodea*, etc.). Ce sont des rameaux de la même souche de Lucifuges superficiels.

D'autre part, des racines traversent quelquefois les plafonds des grottes ou pénètrent loin dans les fentes des massifs calcaires ; il n'est donc pas étonnant qu'on puisse rencontrer dans des cas semblables de vrais Hypogés rhizophages (*Troglorhynhus* par ex.) dans le domaine souterrain.

Notons en outre une différence qui s'observe souvent entre les Cavernicoles et les Hypogés. On a vu que les Cavernicoles présentent fréquemment un allongement considérable des appendices et des membres ; cette évolution a pu s'accomplir, car ces animaux habitent des cavités naturelles. Les Hypogés, par contre, doivent le plus souvent creuser eux-mêmes leurs galeries; leurs membres sont devenus courts et gros, comme cela se produit chez tous les vrais fouisseurs.

La faune des microcavernes. — Les éléments de cette faune présentent aussi très souvent les caractères adaptatifs que j'ai assignés aux Cavernicoles. Les conditions d'existence que présente le domaine souterrain se trouvant plus ou moins bien réalisées dans celui des microcavernes, il en résulte que les formes qui recherchent uniquement ces conditions d'existence peuvent et doivent être communes aux deux domaines. Mais ces formes sont très peu nombreuses, car il faut compter aussi avec les dispositions du propriétaire de la microcaverne à l'égard de l'intrus, et aussi sur le fait qu'au point de vue de ces conditions spéciales d'existence le domaine souterrain offre plus d'avantages.

Mais dans le peuplement du domaine des microcavernes, le

rôle capital revient à un facteur spécial qui est la xénophilie. Ce facteur ne se manifeste pas dans le domaine souterrain et il en résulte une très grande différence dans la composition des deux faunes. Les Xénophiles sont très rarement attirés dans les microcavernes par les conditions d'existence qui sont communes à cet habitat et au domaine cavernicole. Ils se soucient en général fort peu de ces avantages ; ce qui les attire ce sont les soins qu'ils reçoivent de l'hôte, ou les aliments fournis par sa progéniture ou par son industrie. Aussi la majorité des Xénophiles dérivent de souches superficielles non lucifuges.

D'autre part, cette dépendance du Xénophile vis-à-vis de son hôte a provoqué très souvent, chez les premiers, des adaptations variées qui d'après WASMANN (**1896**) sont les suivantes :

Formations pileuses spéciales, Réduction ou hypertrophie de certaines pièces buccales, Physogastrie, Conformation spéciale des antennes, Ressemblances mimétiques, Acquisition de formes de résistance.

Ces modifications ne se présentent jamais chez les Cavernicoles. La physogastrie pourtant semble exister chez les Leptodérides cavernicoles, mais il s'agit probablement d'un phénomène qui n'a rien de commun avec la physogastrie des Staphylins xénophiles.

LA FAUNE ABYSSALE DES EAUX DOUCES. — Beaucoup de représentants de cette faune réalisent le type du parfait Cavernicole aquatique. Cette ressemblance des deux faunes provient d'une part de liens d'étroite parenté, de l'autre du phénomène de convergence.

Beaucoup d'Abyssaux limniques ne sont que des transfuges des eaux souterraines qui ont trouvé dans leur nouveau milieu les mêmes conditions d'existence : obscurité, température constante et basse, absence de végétaux. Le facteur pression hydrostatique, qui existe dans les abîmes lacustres, est tout à fait négligeable lorsqu'il s'agit d'Animaux sans inclusions gazeuses, et, d'ailleurs, il doit se présenter souvent dans les niveaux d'eau du domaine souterrain.

D'autres Abyssaux limniques dérivent de formes littorales; comme ces formes ont dû s'adapter à des conditions d'existence très semblables à celles qui régissent leurs confrères cavernicoles, leur évolution a été parallèle et convergente.

LA FAUNE ABYSSALE MARINE. — PACKARD (1889) et beaucoup d'autres zoologistes ont été vivement frappés par les analogies que le milieu abyssal marin présente avec le domaine souterrain : dans les deux règne l'obscurité, la température constante et basse ; dans les deux les Végétaux manquent. Dans les deux on trouve des Animaux dépigmentés et aveugles. De plus, les Animaux des abîmes présentent les mêmes caractères adaptatifs que les Aquatiques cavernicoles.

On a conclu de ces faits que les conditions d'existence dans les trois milieux, l'abyssal marin, l'abyssal lacustre et le cavernicole sont identiques.

Cette manière d'interprêter les faits, combinée avec un dogme, celui de la dépendance de toutes les colorations animales de la lumière, a été la cause de la naissance de nombre d'hypothèses et théories étranges qui ont retardé la solution des problèmes que soulève la faune abyssale. Il faut expliquer en effet la présence, dans les abîmes marins définis comme obscurs, de formes vivement colorées et pourvues d'appareils optiques plus hypertrophiés que dans n'importe quel autre habitat

PACKARD, suivi en cela par d'autres naturalistes, admet que l'influence de la lumière solaire se fait sentir en profondeur. Cette hypothèse est insoutenable, car l'observation directe a démontré, d'une part, que la lumière ne pénètre qu'à quelques centaines de mètres, et d'autre part, que les Végétaux chlorophylliens ne peuvent vivre dans les abîmes, faute de pouvoir former leur chlorophylle.

Ayant ainsi introduit la lumière du jour là où elle ne se trouve point, on fit des formes oculées et colorées les représentants normaux de la faune abyssale, ce qui déplaça simplement la difficulté, puisqu'il restait à expliquer la présence des aveugles dépigmentés. On déclara que ces derniers devaient être des

Fouisseurs, vivant enfoncés dans la vase, donc à l'abri de la lumière. Mais beaucoup de ces « fouisseurs » aveugles sont vivement colorés ! D'autre part, aucune forme abyssale lacustre n'a d'appareils optiques hypertrophiés, même quand c'est une espèce manifestement non fouisseuse. C'est que les formes abyssales marines à yeux très développés ne sont pas si abyssales qu'on le croit ; ce sont des formes de pénombre (twilight), déclare une nouvelle hypothèse, tout aussi erronée d'ailleurs.

Il n'est pas dans mon intention de faire l'historique complet de cette question qui a fait verser beaucoup d'encre. Ce que j'en ai dit suffit pour prouver que les questions soulevées par la forme abyssale sont complexes et difficiles à résoudre ; il est visible aussi qu'elles ont été mal posées au commencement, ce qui a inutilement augmenté les difficultés.

Voici deux faits certains : La lumière du jour ne pénètre pas dans les abîmes. Beaucoup d'Animaux abyssaux sont colorés.

La seule conclusion légitime à tirer de ces deux prémisses est : Il faut examiner si tous les pigments doivent se former avec le concours de la lumière.

Or, les théoriciens dont je viens d'exposer les idées ne se sont jamais préoccupés de cette question. Pourtant, depuis longtemps on connaissait nombre de substances et de structures dont la coloration est absolument indépendante de la lumière ; il est étrange qu'on n'ait pas tenu compte de cette vérité élémentaire.

Les difficultés qui paraissaient provenir de la présence d'Animaux colorés dans les abîmes n'existent donc point. Il y a des animaux colorés dans les abîmes comme dans les cavernes, parce que leurs pigments se forment sans le concours de la lumière.

Considérons la série des faits se rapportant aux appareils optiques.

Dans le domaine cavernicole et dans le domaine abyssal lacustre l'on constate toujours une réduction de plus en plus considérable de l'appareil optique et jamais d'hypertrophie de cet appareil.

Dans les abîmes marins on constate une réduction de l'appareil optique quelquefois, mais souvent aussi une hypertrophie considérable de cet appareil.

Que conclure sinon :

Les conditions d'existence que présente le domaine abyssal lacustre sont semblables à celles que présente le domaine souterrain ; elles diffèrent de celles qui règnent dans le domaine abyssal marin.

Outre l'obscurité et la température constante et basse, qui sont des caractères communs aux trois habitats, il doit y avoir un facteur spécial qui agit dans le troisième et qui est absent dans les deux premiers.

Ce facteur est facile à déterminer : c'est la phosphorescence (1).

Est-il nécessaire d'insister sur le rôle considérable que joue la phosphorescence dans le monde abyssal marin ? Certes, ce n'est pas l'observation directe qui peut nous en donner la mesure ; mais il suffit d'en constater les effets sur l'organisation des Abyssaux.

Presque tous les animaux pélagiques et bathypélagiques sont phosphorescents ; plus l'on descend dans les couches aqueuses et plus cette activité lumineuse se perfectionne. Les organes photogènes, de plus en plus nombreux, compliqués et puissants, se développent chez les formes les plus diverses comme origine. Les abyssaux benthiques aussi en sont souvent pourvus.

Ces sources de lumière, très faibles il est vrai, mais fort nombreuses, suffisent peut-être à produire un éclairement diffus de tout le domaine abyssal ou de certaines de ses parties ; mais fussent-elles impuissantes à produire cet effet, elles doivent néanmoins consteller la nuit des abîmes de myriades de points brillants. Je m'imagine l'effet produit comme semblable à celui qu'offre pendant la nuit une grande ville vue de loin, avec ses

(1) C'est à Mc CULLOCH et COLDSTREAM que revient le mérite d'avoir expliqué la présence des Oculés abyssaux au moyen de la phosphorescence (voir SEMPER, 1880, I, p. 103), et cela à une époque où nos connaissances sur les abîmes marins étaient tout à fait rudimentaires. Actuellement, il ne peut y avoir doute sur la parfaite exactitude de l'hypothèse des deux auteurs anglais, et pourtant combien de naturalistes cherchent encore midi à quatorze heures !



milliers de lumières et son léger nuage lumineux flottant au-dessus.

Ces points lumineux ou cette faible lumière, dont la perception doit jouer un rôle très considérable dans le monde carnivore des Abyssaux, ont provoqué l'hypertrophie des organes optiques. Dans un cas analogue, c'est aussi la nécessité de voir et se guider à la faible lumière des nuits et des crépuscules qui a provoqué l'hypertrophie et l'hyperesthésie des yeux des Oiseaux nocturnes. Et c'est justement parce que ces sources lumineuses sont faibles que les organes de perception doivent être puissants. Comme on l'a vu autre part (voir p. 421). l'hyperesthésie d'un organe sensoriel ne peut se produire que là où l'agent physique à percevoir est faible.

Or, la phosphorescence n'existe pas dans les abîmes lacustres. Dans le domaine souterrain elle est, d'une part, tout à fait exceptionnelle et, d'autre part, elle est produite seulement par quelques Mousses et Champignons, ce qui n'intéresse pas directement la biologie des Cavernicoles ; son influence est donc pratiquement nulle. L'absence de radiations lumineuses pouvant influencer un appareil optique a produit une régression générale de cet appareil dans les deux habitats.

Mais comment interpréter la présence d'Animaux aveugles dans les abîmes marins ? Je pense que les considérations suivantes permettent d'entrevoir comment on peut résoudre cette question.

L'hypertrophie la plus considérable et les modifications les plus étranges de l'appareil optique se rencontrent surtout chez les Bathypélagiques ; c'est parmi eux également que les organes photogènes sont le plus développés et les plus nombreux. Les Bathypélagiques descendent de souches pélagiques et littorales bien pourvues au point de vue optique. Les yeux bien développés chez la souche se sont hypertrophiés pour percevoir la faible lumière dans laquelle vivent les descendants.

Les Benthiques dérivent de souches à aptitudes variées. Ceux qui dérivent de souches photophiles ont perfectionné leurs yeux

déjà bien développés dans le même sens que les Bathypélagiques. Mais ceux qui dérivent de souches lucifuges ou fouisseuses déjà aveugles ou à yeux réduits, sont restés aveugles ou ont accentué leur cécité, même s'ils ont changé leur manière de vivre, car la phosphorescence est un agent trop faible pour provoquer une néoformation comme l'appareil optique, ou même pour perfectionner des yeux rudimentaires.

Il faut mentionner encore les Cavernicoles vrais, peut-être nombreux, qui ont fait souche dans les abîmes de la mer, et qui ont naturellement conservé les caractères de leur habitat primitif (voir p. 481).

Il résulte de ce qui précède que les aptitudes héréditaires ont dû jouer un rôle capital dans l'influence qu'a exercé le facteur phosphorescence sur les différents Abyssaux, et comme ces aptitudes héréditaires sont très variées, étant donné la multiplicité originelle des souches, seule l'histoire particulière de chaque groupe homogène d'Abyssaux peut donner la raison certaine de l'état dans lequel se trouve leur appareil optique.

VI. Classification des Cavernicoles.

On a essayé plusieurs fois d'établir dans la faune cavernicole des divisions basées sur des considérations diverses.

Schiödte (1849) établit quatre groupes qui se distinguent par l'éclairement et la nature des parois de l'habitat préféré :

1. Animaux de l'ombre (Skygge-Dyr).
2. — crépusculaires (Tusmorke-Dyr).
3. — des régions obscures (Hule-Dyr).
4. — des régions obscures à concrétions stalagmitiques (Drypsteenshule-Dyr).

Schiner (1854) établit trois divisions basées sur l'éthologie des Cavernicoles :

1° Hôtes occasionnels : Animaux qu'on rencontre dans les grottes, mais aussi à la surface, partout « wo sich die ihrer Lebensart entsprechenden Bedingungen vorfinden ».

2° Troglophiles : Animaux habitant les régions où la lumière



du jour pénètre encore, qu'on peut, exceptionnellement, rencontrer à la surface ou qui ont seulement des formes représentatives lucicoles.

3° Troglobies : Animaux exclusivement cavernicoles, qu'on ne rencontre jamais dans les régions épigées, sauf dans le cas d'événements exceptionnels comme les crues (Exemple : *Proteus*, etc.).

JOSEPH (1882) propose une classification topographique.

1° Habitants des entrées de grottes, régions éclairées et à température variable.

2° Habitants des régions moyennes, où le soleil de midi en été produit une sorte de crépuscule.

3° Habitants des régions profondes, à obscurité complète et température constante.

L'auteur énumère les espèces qui appartiennent à chaque catégorie et indique les modifications de l'appareil optique qui caractérisent chacune de ces dernières. Il est facile de voir, d'ailleurs, que l'auteur distribue arbitrairement les Cavernicoles dans ses trois catégories.

D'autres auteurs, s'ils ne le disent pas explicitement, admettent implicitement l'existence de deux divisions parmi les habitants du domaine souterrain :

1° Les Cavernicoles vrais qui présentent des caractères indiquant une adaptation certaine à la vie obscuricole.

2° Les Cavernicoles faux qui ne présentent pas ces caractères adaptatifs et ne diffèrent en rien des formes affines épigées.

Il est inutile d'insister beaucoup pour montrer qu'aucune de ces classifications n'est satisfaisante et que, d'ailleurs, aucune division rigoureuse ne peut être établie parmi les êtres qu'on peut trouver dans le domaine souterrain, et cela que l'on s'adresse aux rapports qu'ils présentent avec leur habitat, au degré de leur adaptation, aux conditions d'existence ou aux caractères taxionomiques et anatomiques qui en sont l'expression, ou à tout autre caractère.

Mais, comme dans la pratique les classifications sont nécessaires, choisissons la moins mauvaise.

Celle de SCHINER, un peu modifiée, me paraît remplir cette condition négative.

Nous diviserons donc les êtres qu'on peut rencontrer dans le domaine souterrain en trois groupes :

1° *Les Trogloxènes*. Ce sont ou des égarés ou des hôtes occasionnels, ces derniers attirés soit par l'humidité, soit par la nourriture, mais n'y habitant pas constamment et ne s'y reproduisant pas. Ils ne présentent jamais de caractères adaptatifs spéciaux et se tiennent surtout à l'entrée des grottes. Leur importance dans l'étude d'une région du domaine souterrain est nulle ou presque. (Exemple : Tineides et Moustiques si nombreux dans toutes les grottes).

2° *Les Troglophiles*. Habitent constamment le domaine souterrain, mais de préférence dans ses régions superficielles ; ils s'y reproduisent souvent, mais ils peuvent être aussi rencontrés à l'extérieur. Ce sont des Lucifuges très caractérisés, ayant subi souvent des réductions de l'appareil optique, une compensation suffisante pour l'impossibilité de voir, et d'autres adaptations à la vie obscuricole. Ce sont eux qui fournirent à toutes les époques le principal contingent des Troglobies, et ce sont eux qui sont les premiers colons, quand une nouvelle région du domaine souterrain s'offre à la colonisation. Ils fournissent des données utiles pour l'histoire des grottes.

3° *Les Troglobies* ont pour habitat exclusif le domaine souterrain et se tiennent de préférence dans ses parties les plus profondes. Ils sont très modifiés et ils offrent les adaptations les plus profondes à la vie obscuricole. C'est parmi eux qu'on rencontre les Cavernicoles les plus anciens. Leur importance est capitale en spéologie.

Ces caractères distinctifs sont vagues ; il ne peut en être autrement. Il existe de nombreuses formes de passage qu'il est impossible de placer dans un groupe plutôt que dans l'autre. Tout criterium simple et absolu de classification manque, et très souvent seule l'histoire complète d'un Cavernicole permet son classement dans l'une de ces catégories, à moins

que cette histoire ne démontre qu'il ne peut se ranger dans aucune.

VII. Composition de la faune et de la flore cavernicoles.

J'ai déjà insisté sur ce fait que les Etres cavernicoles constituent un élément non négligeable de la population du globe. Ce qui le montre c'est le nombre respectable des formes déjà connues (1) (malgré le nombre relativement restreint des recherches effectuées), et l'étendue des régions complètement inexplorées au point de vue spéologique.

Il est impossible de se faire actuellement une idée précise sur le nombre des Cavernicoles décrits à cause de l'absence de tout travail d'ensemble récent. Un catalogue des Cavernicoles connus en 1907, analogue à la consciencieuse « liste » de BEDEL et SIMON (1875), serait fort utile, mais le concours de nombreux spécialistes est actuellement nécessaire ; il ne peut avoir de valeur réelle que s'il est « critique », et trop de groupes sont représentés dans les cavernes pour que semblables révisions puissent être effectuées par un seul naturaliste.

J'espère que par la collaboration des savants qui prêtent leur concours à Biospéologica, pareil catalogue verra une fois le jour ; en attendant je vais passer rapidement en revue les groupes représentés dans le domaine souterrain.

MAMMIFÈRES. — DARWIN (1859) cite parmi les Cavernicoles *Neotoma magister*, un Rongeur, qui habiterait la grotte de Mammoth. Mais l'on sait depuis longtemps que ce Rat n'entre qu'occasionnellement dans les cavernes, et que son habitat normal est la fente rocheuse, notamment dans les monts Alleghanys. Il ne présente d'ailleurs aucun caractère adaptatif particulier à la vie obscuricole. C'est donc à tort que VIRÉ (1899) le cite encore parmi les Troglobies.

(1) VIRÉ (1904 *a*) déclare avoir recueilli « des milliers d'espèces animales souterraines dont un grand nombre sont nouvelles pour la science ». Comme seulement un petit nombre d'espèces récoltées par VIRÉ ont été publiées jusqu'à présent, il faut vivement souhaiter que les quelques milliers qui restent soient rapidement décrites, un si considérable apport de formes nouvelles pouvant complètement modifier nos conceptions biospéologiques sur bien des points.

Citons pour mémoire le *Mus musculus* var. *subterraneus* de MONTESSUS (1899) qui présenterait des caractères adaptatifs le rapprochant des Chauves-souris! Il faudrait vérifier si l'histoire de cet habitant des mines Saint-Paul, au Creusot, n'est pas une légende.

On pourrait avec bien plus de raison compter certaines espèces de Chauves-souris parmi les vrais Troglobies. Il y en a, en effet, qui habitent constamment les grottes, été comme hiver, et s'y reproduisent, qui sont très vivement photophobes, qui, aveuglées, ne décèlent aucun trouble dans la manière d'éviter les obstacles, qui, par conséquent, sont complètement compensées pour l'impossibilité de voir. Il est vrai que leurs yeux sont fonctionnels et leur servent à capturer les proies et à se guider dans le domaine épigé, et que leur nourriture ne provient pas du domaine souterrain.

La Chauve-souris a dû s'adapter dans deux directions différentes : les besoins alimentaires la forcent à s'adapter à une vie épigée, la nécessité d'avoir un domicile convenable, qu'elle est incapable de construire par sa propre industrie, la force à s'adapter au domaine souterrain.

OISEAUX ET REPTILES. — Aucun représentant de ces groupes n'est Troglobie. VIRÉ (1899, p. 23 et 111) cite, il est vrai, les « Ophidiens » comme étant représentés dans le domaine souterrain, mais j'ai vainement cherché à découvrir le grand ou le petit Serpent des cavernes, que l'auteur cité n'a d'ailleurs pas nommé.

BATRACIENS. — Les Urodèles sont seuls représentés dans les cavernes ; l'espèce la plus ancienne connue est le Protée qui est, d'ailleurs, le premier Cavernicole décrit (1768). On ne le trouve que dans le bassin de l'Adriatique (Karst de Carniole et de Dalmatie), et pendant longtemps on l'a cru isolé, car il n'a pas de parents actuels européens. Mais on a découvert en Amérique une espèce cavernicole voisine, le *Typhlomolge Rathbuni* Stejneger, du Texas et une forme épigée mais lucifuge qui paraît être la souche d'où dérivent les deux précédents : *Necturus maculatus* (Etats-Unis et Canada).

De plus, la famille des *Salamandridae* paraît avoir des représentants cavernicoles également américains : *Typhlotriton spelaeus* et *Spelerpes Stejnegeri* des cavernes du Missouri.

POISSONS. — La famille des Cyprinodontes, qui est si bien représentée dans les eaux douces d'Amérique, a été la souche des Amblyopsides, petits Poissons lucifuges ou cavernicoles qui peuplent les marais et les eaux souterraines des Etats-Unis. Ainsi, le genre *Chologaster* est représenté par trois espèces dont *C. cornutus* vit dans les marais du Sud, *C. papilliferus* dans les sources de l'Illinois et *C. Agassizi* dans les eaux souterraines du Tennessee et Kentucky. *Typhlichtys* a deux espèces souterraines, et *Amblyopsis* une seule espèce, exclusivement cavernicole.

Beaucoup de représentants de la vaste famille des Siluridés sont lucifuges et ont des yeux très réduits, mais jusqu'à présent *Amiurus nigrilabris* peut seul être compté, à la rigueur, parmi les Troglobies : il habite les grottes de Pensylvanie et est aveugle.

Très intéressants sont les Zoarcidés *Stygicola* et *Lucifuga*, Poissons aveugles, habitant les cavernes de Cuba ; leurs proches parents sont tous marins ; beaucoup sont aveugles et la plupart abyssaux.

L'Europe ne possède pas de Poissons vraiment troglobies, mais des représentants lucifuges des genres *Paraphoxinus*, *Aulopyge* et *Chondrostomum* se rencontrent dans les eaux souterraines de Bosnie et Herzegovine.

Les Poissons rejetés par les puits artésiens de l'Algérie ne sont pas à compter parmi les Troglobies ; ils ont des yeux normaux et on les trouve dans tous les ruisseaux superficiels. J'ai pu même constater que *Cyprinodon calaritanus* n'est pas lucifuge.

Mais tout n'a pas été dit sur les Poissons cavernicoles ; on trouve, en effet, des indications de la présence de semblables Animaux à la Jamaïque, au Guatemala, etc. Il faut donc s'attendre à des surprises intéressantes.

MOLLUSQUES. — Les Gastéropodes terrestres lucifuges, hypogés et radicicoles sont nombreux ; il existe aussi des espèces

cavernicoles en grand nombre. Le genre *Zoospeum*, qui compte environ 40 espèces souterraines, descend des *Carychium*, petits Pulmonés lucifuges. Les représentants cavernicoles d'autres genres épigés, terrestres ou d'eau douce, sont moins nombreux (*Patula*, *Valvata*, *Vitrella*, etc.). Très intéressant est le genre *Spelaeoconcha* de Dalmatie, car on ne connaît pas sa souche épigée.

En plus des formes que je viens d'énumérer, et qui sont de vrais Troglobies, on pourrait citer de nombreux Gastéropodes troglophiles.

On a signalé aussi quelques Lamellibranches, mais il n'est pas possible d'affirmer qu'ils sont réellement cavernicoles.

HYMÉNOPTÈRES. — Il est peu probable qu'on rencontre jamais des représentants cavernicoles de ce groupe qui compte surtout des photophiles; on en trouve dans les grottes mais ce sont des égarés.

La Fourmi aveugle de JOSEPH (1882) (*Typhlopone Clausi*) paraît être le fruit légitime d'une erreur de détermination. Mais dans les microcavernes, les Hyménoptères sont représentés par de nombreuses espèces xénophiles.

COLÉOPTÈRES. — Ces Insectes ont de très nombreux représentants cavernicoles, tous issus de souches lucifuges. Les Carabides et Silphides sont les plus abondants et sont souvent représentés par des genres spéciaux, présentant tous les caractères du Cavernicole idéal.

Les Trichoptérygides, comme les Psélaphides si fréquemment xénophiles, sont plus rares et probablement seulement troglophiles. Les Staphylinides sont très fréquents dans le domaine souterrain, mais jusque dans ces derniers temps on ne pouvait citer que deux ou trois formes vraiment troglobies, ce qui ne manque pas d'être curieux, étant donné les mœurs de ce groupe lucifuge. Par contre, nombreux sont les Staphylins troglophiles et xénophiles.

Les Curculionides, si bien représentés dans le domaine hypogé, sont à peine représentés dans le domaine souterrain ;

encore faudrait-il savoir s'il ne sont pas localisés dans les cavernes où pénètrent les racines.

On a signalé un Brachynide aveugle dans les grottes de l'Afrique australe ; la trouvaille est fort intéressante et nous permet d'espérer la rencontre de représentants cavernicoles chez d'autres familles à formes lucifuges.

Enfin un Hydropore troglobie vient d'être signalé. Il est probable que les recherches faites dans les eaux souterraines nous en fourniront d'autres.

DIPTÈRES. — Les Diptères sont très fréquents dans les grottes, surtout dans celles qui contiennent des excréments de Chauve-souris, seulement ce ne sont pas des formes spéciales, et leur adaptation à la vie cavernicole ne paraît pas très avancée. Tout au plus peut-on citer quelques espèces de *Phora* qui paraissent localisées dans les cavernes.

Il n'en est pas de même dans les termitières et fourmilières, où l'on a trouvé des formes extrêmement curieuses et présentant de remarquables caractères adaptatifs.

HYNCHOTES. — J'ai découvert dans les grottes du Drach (Baléares) l'unique Rhynchote cavernicole actuellement connu. C'est un Fulgoride, du genre *Cixius*, qui présente une décoloration assez marquée et qui a les yeux rouges. Il est bien troglobie, puisque je l'ai trouvé fort loin de l'entrée des grottes et que j'ai capturé les larves aussi bien que l'adulte, larves d'ailleurs complètement décolorées. Cet Homoptère est en outre un des rares exemples qu'on puisse citer d'un Animal appartenant à un groupe photophile qui s'est adapté à la vie souterraine.

Encore faudrait-il voir si ce ne sont pas les habitudes rhizophages de la souche qui l'ont fait entrer dans le domaine souterrain des Baléares, car les racines des Lentisques passent fréquemment à travers le plafond relativement mince des cavernes de ce pays.

Peut-être faudrait-il ajouter aussi aux Troglobies l'*Hebrus* (?) trouvé l'année dernière par Jeannel et moi dans le lac souterrain de Hamman Meskoutine (Algérie).

Par contre, nombreux sont les Rhynchotes xénophiles.

NÉVROPTÈRES. — On trouve souvent des Phryganes dans les grottes, mais aucune espèce ne paraît être ni troglophile ni troglobie. Cela doit être dû à des raisons alimentaires. Mais le genre *Bitacus* paraît avoir un représentant cavernicole.

PSEUDONÉVROPTÈRES. — Les Psocides sont souvent lucifuges et ont été fréquemment trouvées dans les grottes. Leur étude ayant été assez négligée jusqu'à présent, il n'est pas possible de savoir s'ils ont des représentants vraiment troglobies.

ORTHOPTÈRES. — Les Locustides ont des représentants cavernicoles assez nombreux. On en connaît d'Europe, d'Amérique, de Nouvelle-Zélande et d'Asie. C'est un des rares groupes de Photophiles qui ait été tenté par le domaine souterrain. Il est vrai que les formes cavernicoles habitent surtout l'entrée des grottes ; elles sont toutes oculées et présentent un développement considérable des antennes, ce qui, d'ailleurs, n'est que l'exagération d'un caractère présenté par le groupe entier.

Les Gryllides qui comptent de nombreux Xénophiles n'ont pas de représentants dans le domaine souterrain. Les Blattes en ont deux très curieux et très modifiés (*Nocticola* des Philippines) ; il est certain qu'on en découvrira d'autres, car les Blattides sont lucifuges et saprophages.

APTÉRIGOGÉNIENS. — La grande majorité des espèces de ce groupe sont lucifuges et saprophages, aussi a-t-il peuplé le domaine souterrain. Souvent il réalise l'idée qu'on peut se faire du Cavernicole idéal.

Les *Japyx* ne sont pas rares dans les cavernes, mais les *Campodea*, cosmopolites par excellence, sont surtout abondants ; on les trouve dans presque toutes les grottes. Ces deux genres sont, d'ailleurs, représentés aussi dans le domaine hypogé.

Les Collemboles sont aussi très nombreux dans le domaine souterrain. Beaucoup sont aveugles, décolorés, fortement compensés pour la perte de la vue, mais très peu sont spéciaux aux cavernes, la plupart habitent aussi le domaine épigé, à l'abri de la lumière.

MYRIAPODES. — Tout ce groupe est composé d'espèces lucifuges et carnivores ou saprophages ; aussi a-t-il de nombreux représentants dans le domaine souterrain, mais les vrais troglobies sont relativement peu abondants et représentés surtout par des Diplopodes, qui montrent, d'ailleurs, aussi des adaptations bien plus marquées que les Chilopodes.

PALPIGRADES. — Tous ces petits Arachnides sont lucifuges et probablement beaucoup sont hypogés. Les *Kaenenia spelaea* et *draco* Peyerimhoff furent trouvés dans les grottes. Il n'est pas possible de savoir encore si ce sont de vrais troglobies ou seulement des troglophiles.

ARANÉIDES. — Beaucoup d'Araignées sont lucifuges et s'installent volontiers dans les endroits obscurs ; elles sont extrêmement nombreuses à l'entrée des grottes, là surtout où le guano des Chauves-souris a attiré beaucoup de Diptères. Les Troglophiles sont cependant en majorité. Mais on trouve aussi des formes ayant subi fortement l'influence des conditions d'existence du domaine souterrain. La plupart ont perdu seulement leurs yeux diurnes, comme l'a montré SIMON (1872 et 1875), quelques-unes (*Stalita,* etc.) sont aveugles, décolorées, pourvues de membres très allongés, en un mot des troglobies caractérisés.

Notons qu'il existe des Aranéides hypogées appartenant aux mêmes genres que les cavernicoles et quelquefois très voisines de ces dernières.

PSEUDOSCORPIONIDES. — Le groupe est normalement lucifuge et comprend des formes aveugles ; aussi fort nombreuses sont les espèces troglophiles ; les troglobies sont plus rares.

OPILIONIDES. — Très nombreuses sont les formes troglophiles de ce groupe, et peu nombreuses sont les troglobies. Un ou deux seulement sont aveugles. D'ailleurs, toutes les espèces de cet ordre sont plus ou moins lucifuges. Il en existe qui sont hypogées et alors toujours voisines des formes qu'on rencontre dans les cavernes.

Les Opilionides sont des animaux très anciens ; aussi leur

distribution géographique doit offrir un grand intérêt pour l'histoire de la Biospéologie. Malheureusement, il y a trop de lacunes encore dans la connaissance des formes cavernicoles pour qu'on puisse déduire quelque chose de certain.

ACARIENS. — Les Lucifuges et les Saprophages se rencontrent fréquemment dans les cavernes ; mais ces Animaux ont été trop peu étudiés encore pour qu'on puisse seulement savoir s'il y a des formes exclusivement cavernicoles. On trouve des formes décolorées, aveugles, à très longues pattes, mais on peut en rencontrer de semblables sous les pierres et aussi dans la terre.

Les *Eschatocephalus*, qu'on rencontre souvent sur les parois des grottes, sont parasites des Chauve-souris, et pas plus que les Nyctéribies ne peuvent entrer dans le dénombrement de la population souterraine.

TARDIGRADES. — JOSEPH en a signalé deux, mais il n'est pas dit que ce soient des troglobies, même si on arrive à les retrouver, ce qui n'a pas été fait jusqu'à présent.

CRUSTACÉS DÉCAPODES. — Parmi les Macroures l'on connaît quatre genres à espèces troglobies : *Palemonias*, avec une espèce américaine ; *Troglocaris* avec une espèce européenne ; *Cambarus* avec plusieurs espèces en Amérique, où ce genre est bien représenté aussi dans la faune épigée, et une espèce en Europe qui est un précieux témoin d'une vaste distribution antérieure ; enfin *Palaemonetes* avec une espèce du Texas, mais il présente de nombreuses formes épigées dans les Etats-Unis. *Palemonias* et *Troglocaris* sont des formes très anciennes ; leurs parents actuels ont une distribution très vaste mais discontinue.

Les Brachiures n'ont pas de représentants cavernicoles, car les Crabes rejetés par les eaux artésiennes d'Algérie ne sont pas différents des lucicoles de la même région et ne peuvent même pas être considérés comme troglophiles. Ces crabes ne sont pas nettement lucifuges, quoiqu'on les rencontre souvent sous les pierres, même hors de l'eau ; je les ai vus se promener souvent en plein soleil.

Enfin, citons le seul Cavernicole marin, *Munidopsis polymorpha*,

qui habite une grotte en communication avec la mer dans l'île Lanzarote (Canaries), et qui est presque aveugle, à coloration pâle.

Amphipodes. — A en juger par les découvertes récentes, ce groupe doit être largement représenté dans le domaine souterrain et surtout dans les niveaux d'eau. Les Gammaridés présentent plusieurs genres exclusivement troglobies, comme *Bathyonyx, Phreatogammarus, Typhlogammarus, Boruta*, etc., et d'autres qui ont aussi des représentants lucicoles, comme *Crangonyx. Niphargus*, qui a beaucoup d'espèces troglobies, est fréquent dans les puits et, par conséquent, dans les niveaux d'eau ; on le trouve aussi dans la zone abyssale lacustre.

Parmi les Calliopiidés, *Paraleptamphopus subterraneus* (Chilton) vit dans les niveaux d'eau. Les Talitridés ont un genre, *Hyalella*, qui est très répandu dans les abîmes des grands lacs ; on n'a pas encore trouvé d'espèce troglobie de ce groupe, mais il faut s'attendre à semblable découverte.

La plupart des Amphipodes troglobies sont certainement les descendants directs de formes épigées d'eau douce, mais pour quelques-uns l'origine marine est probable.

Isopodes. — Ce groupe présente beaucoup de Troglobies. Les Terrestres, essentiellement lucifuges et hydrophiles, sont très nombreux dans les cavernes, et les troglobies sont aussi fréquents que les troglophiles. Ce sont les Trichoniscidés qui sont le mieux représentés, et souvent par des formes complètement aveugles, mais on a signalé des troglobies aussi parmi d'autres formes comme *Armadillidium, Ligidium*, etc. Dans un travail sous presse je décris aussi des *Cylisticus* et de formes nouvelles à caractère archaïque.

Les Isopodes aquatiques sont représentés dans les eaux souterraines par des formes voisines du genre *Asellus*, par des Cirolanides et Sphaeromiens dont l'origine est peut-être marine, par un Anthuride qui a sûrement cette origine, par un groupe très curieux, les Phréatoïcides, et enfin par le genre *Stenasellus* dont les affinités ne sont pas encore bien établies.

Copépodes. — Joseph et Packard ont décrit, plutôt mal, trois Copépodes cavernicoles dans l'existence en tant qu'espèce n'est rien moins que certaine. Ceux que Schmeil a trouvés dans la Magdalena grotte (Karst) n'ont rien de cavernicole ; ce sont des espèces épigées communes. Il n'est pas certain que les *Cyclops* des puits du Texas soient de vrais troglobies. Mais tout récemment Carl (1904) a signalé un *Canthocamptus* nouveau, qui vit dans le guano humide et qui pourrait bien être un vrai troglobie.

Ostracodes. — Plusieurs formes ont été signalées par Joseph et Schmeil dans les grottes du Karst autrichien. Celles de Joseph sont douteuses, celles de Schmeil (*Cypris pellucida* et *Typhlocypris Schmeili*), déterminées par Müller, le spécialiste connu, sont certaines et sont très probablement de vrais troglobies.

Phyllopodes. — C'est encore à Joseph qu'on doit la description de quatre formes cavernicoles appartenant à ce groupe, aussi douteuses, d'ailleurs, que beaucoup de celles décrites par ce naturaliste dans d'autres ordres.

Oligochètes. — Tous les Terricoles sont franchement lucifuges, aussi les rencontre-t-on souvent dans le sol des cavernes et dans le guano des Chauves-souris. On a décrit des espèces cavernicoles, mais il ne paraît pas y avoir de genres spéciaux.

Les Limicoles sont nombreux dans les puits ; il en existe aussi dans les eaux souterraines, et l'on a décrit des formes, comme *Phreodrilus*, qui paraissent être de véritables troglobies non représentées dans le domaine épigé.

Nous avons affaire, à partir de ce groupe, à des êtres inférieurs, s'accommodant facilement des conditions d'existence que présente le domaine souterrain, pourvu que la nourriture appropriée ne leur soit pas trop mesurée. Ces Animaux ne présenteront donc plus des caractères adaptatifs bien nets ; leur attribution à la faune cavernicole sera difficile si on ne connaît pas leur histoire complète.

Hirudines. — Fries a trouvé une *Typhlobdella* dans une grotte du Jura Suabe, mais ce n'est pas un troglobie.

Rotifères. — Signalés par Joseph dans les grottes du Karst comme représentés par quatre espèces, dont l'une très remarquable et unique de son genre, ils n'ont pas été retrouvés depuis. Le Rotifère troglobie est encore à découvrir.

Turbellariés. — Plusieurs Planaires ont été signalées en Europe, Amérique, Nouvelle-Zélande, mais s'agit-il de troglobies ou de trogloxènes? Voilà ce qu'il est encore impossible de savoir.

Nématodes. — Ont été trouvés, rarement il est vrai, mais en Europe comme en Amérique. Leur étude n'a pas encore été faite.

Hydraires. — Fries a trouvé une *Hydra* absolument incolore et Joseph décrit une espèce nouvelle et douteuse de ce genre.

Spongiaires. — Joseph, qui a trouvé des représentants cavernicoles de tous les groupes imaginables, se devait à lui-même de découvrir aussi une éponge souterraine. Il n'y manqua point et la décrivit sous le nom de *Spongilla stygia.*

Protozoaires. — On s'est à peine occupé des Protozoaires des cavernes. C'est naturellement Joseph qui fit les plus belles découvertes dans ce groupe aussi, mais ses déterminations sont très sujettes à caution. Ce qui est certain, c'est que les Protozoaires ne manquent pas dans le domaine souterrain, surtout dans les endroits où le guano est abondant. On en a signalé aussi de fixés sur le corps d'autres animaux cavernicoles.

Parasites. — Voilà une véritable lacune dans l'étude des Cavernicoles ; nous ne savons presque rien sur les Parasites des habitants du domaine souterrain et pourtant le sujet peut être intéressant. Il est possible, en effet, que les Parasites à migration, n'ayant pas trouvé dans le monde souterrain, — à population spécifique et générique restreinte, — les hôtes intermédiaires qui, dans le monde superficiel, ne leur font pas défaut, aient dû se livrer à des adaptations nouvelles.

Quoi qu'il en soit, voici quelques exemples de Parasites trouvés dans les grottes.

. Des Champignons (Laboulbeniacés) ont été trouvés s'attaquant aux Coléoptères cavernicoles.

On trouve souvent sur les parois ou sur le sol des grottes des *Nycteribie* et des *Eschatocephales* qui sont ectoparasites des Chauves-souris ; des Puces de Mammifères ont été rencontrées dans la poussière du sol. Il est démontré que certaines larves d'Acariens se fixent sur les Coléoptères cavernicoles.

Coper a décrit un Lernéen ectoparasite d'*Amblyopsis*. On a mentionné aussi des Protozoaires qui seraient fixés sur les branchies du Protée et sur différents Animaux aquatiques ou terrestres, mais on ignore si ce sont des Parasites.

Plantes. — Des Phanérogames, des Cryptogames vasculaires, des Mousses et Lichens poussent volontiers à l'entrée des grottes ; certains se rencontrent assez loin dans l'intérieur sans atteindre pourtant l'obscurité complète.

Ces Plantes présentent des modifications nombreuses dans leur forme, leur structure, et même leur mode de propagation ; mais ces adaptations sont individuelles et non héréditaires. Il n'existe aucun représentant de ces groupes qui puisse être considéré comme cavernicole.

On trouve quelques Algues et d'assez nombreux Champignons vivant à l'obscurité complète. Mais il ne paraît exister ni Algue ni Champignon exclusivement cavernicole. Maheu (1906) prétend même que les Champignons des cavernes ne peuvent se reproduire indéfiniment, car tous montrent une tendance manifeste vers l'atrophie des organes de reproduction. Si cette conclusion de Maheu ne comporte pas d'exception, il faudrait considérer les Plantes trouvées dans les cavernes comme des habitants occasionnels, des trogloxènes, et on ne pourrait plus parler d'une Flore cavernicole.

Bactéries. — Les hygiénistes ont démontré que les Bactéries peuvent traverser, avec les eaux courantes, de vastes espaces souterrains et résister à de longs séjours souterrains, mais on ignore s'il existe des Bactéries vraiment troglobies.

VIII. Modalités de l'évolution des Cavernicoles.

Nous avons examiné, dans les pages qui précèdent, l'importance du domaine souterrain, les conditions d'existence qu'il offre aux êtres vivants, l'influence que ces conditions peuvent exercer, les caractères taxonomiques qui résultent de ces influences, et enfin la composition de la faune et de la flore cavernicoles. Il nous reste à examiner toute une série de questions du plus haut intérêt, mais qui, faute d'études approfondies, sont encore plus éloignées de leur solution que les précédentes.

Voyons en premier lieu comment s'est opérée la transformation des Epigés en Cavernicoles, comment ont été acquis ces caractères spéciaux qui sont la résultante du séjour dans le domaine souterrain, en un mot, voyons comment les êtres souterrains se sont adaptés à leur habitat.

Cette question, lorsqu'on lui donne son sens général, se pose pour tous les êtres de la terre. Je ne puis donc pas la traiter ici. Je vais exposer seulement, et d'une façon succincte, ce qu'il en a été dit à propos des êtres souterrains.

Les opinions les plus diverses ont été émises au sujet de la rapidité avec laquelle s'est opérée la transformation des Cavernicoles.

DARWIN (1859) et les naturalistes de son école soutiennent qu'il faut d'innombrables générations pour qu'un être puisse acquérir les caractères qui en font un Cavernicole.

PACKARD (1889 et 1894) soutient que cette transformation s'est effectuée rapidement, en quelques générations, et pour mieux illustrer sa manière de penser il prend un exemple concret, un *Trechus*, dont il conte l'étonnante histoire. Nous reviendrons plus loin (p. 454) sur cette terrible tragédie biologique.

EIGENMANN (1900) admet, en certains cas, une transformation brusque se faisant par sauts (Saltatory variation).

Ces trois opinions paraissent inconciliables. En réalité, elles peuvent être admises toutes les trois, car s'il n'est pas possible

de soutenir que *tous* les Cavernicoles se sont adaptés par transformation lente, ou par transformation rapide, ou par mutations, il faut admettre que les trois modes d'évolution se rencontrent dans l'histoire des adaptations subies par les habitants du domaine souterrain.

Chacun de ces trois modes peut avoir caractérisé l'évolution d'une espèce, mais aussi l'évolution d'un seul organe. Et il n'est pas absurde d'imaginer que l'histoire évolutive d'une espèce puisse comporter, dans la transformation des différents organes, les trois modes à la fois.

Dans la rapidité de la transformation, un fait paraît jouer le rôle capital : c'est l'importance de l'organe dans l'économie de l'animal et son ancienneté phylogénétique, en d'autres termes, l'intensité de sa « mémoire » héréditaire. Plus un organe est important dans l'économie de l'organisme, plus longue est la lignée d'ancêtres qui l'ont transmis, et plus la résistance qu'il offre aux influences du milieu est grande, plus par conséquent son adaptation sera lente.

Ainsi, il est certain que le Protée vit dans le domaine souterrain depuis bien plus longtemps que beaucoup de Crustacés qui sont devenus aveugles, et pourtant ses yeux n'ont pas complètement disparu. L'histoire de l'appareil optique du Protée nous offre un exemple d'évolution lente, comme la demande DARWIN.

Les expériences de FRIES (1873) et de VIRÉ (1904) ont démontré que l'œil d'un *Gammarus* vivant à l'obscurité pendant un an montre des signes incontestables d'atrophie. Il est donc permis de conclure que la cécité des *Niphargus*, *Asellus*, etc., cavernicoles est due à une évolution très rapide, telle que l'imagine PACKARD.

On lit dans VIRÉ (1899) que des Crustacés soumis à l'obscurité ont présenté, au bout de trois mois, un allongement brusque des bâtonnets olfactifs. Voici donc un cas de variation saltatoire. Si cette variation était héréditaire, nous aurions affaire à une mutation. Les Plantes souterraines montrent aussi des

changements brusques dans leur port et leur structure, mais il a été démontré que ces changements ne sont pas héréditaires.

Ces exemples suffisent pour montrer que les trois procédés évolutifs sont également possibles. On peut, de plus, s'attendre à rencontrer ces procédés simultanément, dans l'histoire d'un même Animal, pour ses différents organes. Enfin il est absolument démontré qu'il est impossible d'établir une règle étroite et exclusive pour l'ensemble des êtres cavernicoles.

Il est tout aussi impossible d'admettre un processus unique des transformations des organes chez les Etres cavernicoles, et c'est à tort qu'on a essayé semblable généralisation. J'ai déjà fait remarquer que des organes analogues au point de vue fonctionnel peuvent être très différents au point de vue de l'origine, du degré de développement et de l'importance dans l'économie d'une espèce ; par conséquent, leur histoire adaptative doit être très diverse.

Prenons par exemple la transformation de l'appareil optique qui a été le mieux étudiée. Cinq opinions ont été exprimées à son sujet, chacune dans l'esprit de ses partisans devant s'appliquer à l'ensemble de la forme cavernicole.

On considère en effet que l'œil a disparu :

1° Par régression ; 2° par dégénérescence ; 3° par arrêt de développement ; 4° par la lutte des parties de l'organisme ; 5° par économie de nutrition.

Kohl a cru conclure de l'étude d'un Poisson cavernicole américain que la disparition de l'œil était due à un arrêt de développement. Eigenmann (1899) me semble avoir démontré que cette interprétation n'était pas exacte ; il s'agit, en l'espèce, d'une régression.

Packard (1889) et d'autres ont signalé chez les Crustacés des cas où l'œil n'est représenté que par quelques ocelles isolés ou bien par quelques cornéules. Dans ce cas il s'agit d'une véritable dégénérescence.

Si les études de Kohl sur l'œil du Protée sont plus exactes que celles mentionnées plus haut, on aurait chez ce Batracien

un cas d'arrêt de développement. Dans d'autres directions, on peut aussi, d'ailleurs, signaler des arrêts de développement ; c'est ainsi que peut être interprété, par exemple, le fait que la *Pseudotremia* cavernicole a moitié moins de segments que sa souche lucifuge *Lisiopetalum*, etc.

Quant à la lutte des parties de l'organisme, elle pourra pro bablement être constatée dans les cas de dégénérescence.

C'est à cette « lutte » que se rattache ce que Carpenter (1895) nomme « economy of nutrition », mais il cherche à baser son idée sur des arguments qu'on ne peut admettre : « There is a general tendency among cave-animals to a decrease in size, and their food supply is undoubtedly very limited. » Donc la disparition d'un organe inutile sera avantageuse. Admettons cette conclusion, tout en niant la « general tendency », et la pénurie générale et permanente de nourriture.

Concluons de tout ceci que les processus évolutifs qui se sont manifestés à l'occasion de la transformation des cavernicoles sont très variés, et que chaque organe et chaque espèce a son histoire évolutive particulière.

Il nous faut maintenant examiner les facteurs qui ont agi dans l'évolution des Cavernicoles.

Un premier facteur, et le plus important à mon avis, est l'influence directe du milieu combinée avec l'effet de l'usage ou du non-usage, et l'hérédité des caractères ainsi acquis.

Darwin (1859) s'est rallié à cette interprétation de Lamarck, et Packard (1889), Chilton (1894), Eigenmann (1899), etc., l'admettent également. En réalité, ce qu'on appelle théorie de Lamarck ne me semble pas être une théorie, mais une constatation de faits, dont nous ignorons l'intime essence et le mécanisme qui les provoque, mais dont aucune considération théorique ne peut mettre en doute la nécessité. Il ne m'est pas possible de m'étendre sur cette question qui n'est pas spécialement biospéologique.

Un autre facteur est la sélection naturelle. Chose curieuse, Darwin (1859, pp. 149-152) lui-même nie son effet dans le

domaine souterrain : « Comme il est difficile de supposer que l'œil, bien qu'inutile, puisse être nuisible à des animaux vivant dans l'obscurité, on peut attribuer l'absence de cet organe au non usage. » D'autre part, il croit que la lutte pour l'existence ne s'exerce pas dans ce domaine. On a vu que cette idée est fausse. De plus, si la sélection naturelle peut ne pas s'exercer à l'occasion de la disparition de l'œil, elle peut agir dans l'évolution progressive des organes des sens compensateurs pour l'impossibilité de voir, et même dans d'autres adaptations.

Packard (**1889** et **1894**) nie avec acharnement l'influence de la sélection. Je résume ici l'histoire des vicissitudes d'un pauvre *Trechus*, qui, s'égarant dans le domaine souterrain, se transforma en cavernicole, car cette histoire précise bien ses idées.

Un *Trechus* hypogé, habitué à creuser dans la terre, est entraîné « by various accidents », dans une crevasse ou grotte sombre dont il ne peut sortir avec ses propres moyens. Il est trop vigoureux pour périr, « and with perhaps already partially lucifugous habits », il vit et se reproduit, « finding just enough food to enable them to make a bare livelihood, and with just enough vigor to propagate their kind ». En peu de temps les descendants sont adaptés, et « they would live on weak, half fed, half blind, forced to make their asylum in such forbidding quarters ». Où y a-t-il place ici pour la sélection naturelle? Obscurité « lack of suitable food and lack of destructive carnivorous forms other than blind species themselves ». Nous avons affaire à des facteurs purement physiques qui travaillent dans une seule direction, la destruction des yeux. C'est un vrai cas de Lamarckisme : changement de milieu, non usage, isolement.

Cette histoire de *Trechus* me paraît une légende, que je ne puis m'empêcher de qualifier d'enfantine, malgré l'estime que je professe pour un naturaliste comme feu Packard. La vraie histoire de son *Trechus* me paraît être la suivante : Lucifuge et plus ou moins compensé, il immigra volontairement dans le domaine souterrain, parce qu'il y trouvait des avantages : humidité perpétuelle et température constante. Loin de crever de

faim, il lui arriva maintes fois de faire ripaille, ce qui éveilla en lui les tentations de la chair, qui, satisfaites, fournirent copieuse progéniture. Il combattit courageusement ses féroces ennemis et vaillamment il fit concurrence à ses semblables ; et si maintenant il est un personnage marquant dans la population cavernicole, c'est parce que l'influence du milieu a perfectionné ses aptitudes héréditaires, et parce que la sélection naturelle a augmenté l'efficacité de ses armes d'attaque et de défense.

Chilton (1894) raconterait cette histoire de *Trechus* presque de la même façon, car, tout en admettant l'importance de l'influence du milieu, et celle de l'usage et du non-usage, il croit à l'existence de la sélection naturelle. Hamman (1896) la nie, à tort comme on l'a vu.

Lankester (1893) occupe un rang à part dans cette question. Il prétend qu'on n'a pas encore démontré la transmission des caractères acquis, que, par conséquent, on ne peut recourir à cette explication. D'ailleurs, la sélection naturelle explique facilement la cécité des Cavernicoles, et de la façon suivante :

Beaucoup d'Animaux naissent fortuitement avec des yeux défectueux ; en supposant qu'une bande d'Animaux est entraînée par hasard dans les grottes ou dans les abîmes marins, ceux qui ont de bons yeux reviendront vers la lumière, les autres resteront dans les parages obscurs et y feront souche de malvoyants. A chaque génération la même sélection s'opérera et le résultat final sera une population d'aveugles.

Eigenmann (1898) a durement reproché à Lankester cette théorie. Il dit, en effet, qu'elle est basée sur deux faits : « the authors lack of knowledge about caves and his disregard of the nature of the animals inhabiting them ». Quoi qu'il en soit, il est certain qu'elle est insoutenable.

Tous les cavernicoles, aveugles ou non, sont lucifuges et descendent presque tous de souches également lucifuges. Les Animaux des cavernes ne sont pas aveugles et compensés pour l'impossibilité de voir parce qu'ils se sont « égarés » dans les

cavernes ; ils sont volontairement entrés dans les cavernes parce qu'ils étaient déjà plus ou moins aveugles et plus ou moins compensés pour l'impossibilité de voir. De plus, le peu d'observations que nous possédons sur le développement des Cavernicoles aveugles montrent que les jeunes ont un appareil optique plus perfectionné que les adultes (*Proteus, Troglocaris, Cambarus*). Cette dernière objection, déjà soulevée par CUNNINGHAM (1893) et BOULANGER (1893) détruit les derniers doutes qui auraient pu subsister sur la fausseté de la théorie de LANKESTER.

Un troisième facteur, invoqué par WEISMANN, est l'arrêt de la sélection naturelle et sa conséquence, la panmixie. Il n'y a aucune objection de principe à lui opposer ; la panmixie est dans les choses possibles, quoiqu'il soit difficile de l'observer directement, mais son efficacité doit être bien faible. Voyez ce qui se passe pour le Protée, qui est un des plus anciens habitants du monde souterrain, et qui, pourtant, n'a pas complètement perdu ses yeux, malgré la panmixie. Si, d'une part, elle peut répandre l'effet de certaines variations dues à la cessation de la sélection naturelle, elle diminue les chances de conservation de beaucoup d'autres variations. Somme toute, son importance ne me paraît pas considérable.

Quant aux autres vues théoriques des Weismanniens, destinées à expliquer les variations sans l'aide de l'hérédité des caractères acquis, qu'ils nient, mieux vaut ne pas en parler.

PIOCHARD DE LA BRÛLERIE (1872) et PACKARD (1889) invoquent avec raison un autre facteur : l'isolement ou ségrégation, mais ce dernier exagère, non pas son importance, qui est extrême pour la constitution de nouvelles espèces ou variétés, mais sa rigueur dans le domaine souterrain. Certes, si l'on admet comme lui que les Cavernicoles sont des Lucicoles entraînés par accident dans les cavernes, brusquement séparés de leur souche par la profondeur des gouffres, on doit logiquement considérer l'isolement comme absolu dès le moment de l'accident ; mais l'on a vu que cette conception n'est pas soutenable. La vérité est toute autre. Les Lucifuges qui ont fourni les immigrants

cavernicoles habitent soit les fentes et abris des lapiaz, soit les entrées de grottes, soit les eaux en continuité directe avec les eaux souterraines. Au commencement il y a certainement non isolement, mais promiscuité ; on peut, d'ailleurs, le constater directement pour les très nombreuses espèces qui vivent indifféremment dans les grottes et à l'extérieur.

Donc, au début de l'immigration, la transformation doit être lente, la panmixie tendant à détruire ce que l'influence du milieu et l'effet de l'usage ou non usage ont pu produire en fait d'adaptation au domaine souterrain ; mais, dès que la nouvelle colonie est arrivée à une certaine profondeur, l'isolement peut se produire et la transformation doit être rapide.

L'isolement peut être brusque et absolu, lorsqu'il résulte d'une variation ou mutation qui empêche l'accouplement pour des raisons anatomiques ou physiologiques. Ce cas n'est pas spécial aux cavernes. Mais on peut imaginer des cas d'isolement qui sont sous la stricte dépendance des conditions d'existence que présente le domaine souterrain.

L'obscurité ne doit pas jouer de rôle dans la question. Il en est autrement de la température et de l'humidité. Dans les pays où la sécheresse est périodique, l'époque de reproduction correspond à la saison humide, et dans les pays à hivers rigoureux il y a aussi une période sexuelle. La température et l'humidité constantes des grottes ayant probablement supprimé toute périodicité dans la maturité sexuelle des Cavernicoles, il peut résulter un isolement de cette différence entre la faune souterraine et l'épigée.

Enfin il faut mentionner un dernier facteur : la lutte des parties de l'organisme. Ce facteur, mis en valeur par Roux, peut, en certains cas, jouer un rôle important, surtout lorsqu'il s'agit d'organes déjà existants qui sont soumis à des influences qui leur sont contraires, et cela pour les faire disparaître. Mais son rôle est-il aussi important lorsqu'il s'agit d'organes favorablement influencés par le milieu ? Je ne le crois pas, parce que la disparition de l'organe non utilisé ne profite pas directement à

l'organe favorisé, mais seulement indirectement ; les agents spéciaux de destruction qui existent dans les organismes déversent les butins de leur victoire dans le trésor commun, s'ils ne les consomment pas pour leur propre compte.

Mentionnons seulement pour mémoire la modification de la conception de Roux que LENDENFELD (1896) imagina à propos des travaux de KOHL sur l'œil des Vertébrés cavernicoles. Il ne me semble pas qu'il y ait autre chose à en dire.

IX. Distribution géographique des Cavernicoles.

BEDEL et SIMON (1875), dans leur excellent Catalogue des Articulés d'Europe, constatent que les grottes habitées se trouvent entre le 40° et le 60° de latitude nord. Cette conclusion, parfaitement légitime en 1875, s'est transmise sous forme de dogme jusqu'à nos jours. Beaucoup de biospéologistes croient qu'en dehors de la zone de BEDEL et SIMON il n'existe pas des grottes peuplées de vrais troglobies.

Or, cette idée est certainement erronée. Il suffit de mentionner les trouvailles faites en Algérie, au Tonkin, dans la colonie du Cap, la Nouvelle-Zélande, le Mexique, le Texas, les Philippines, etc., pour arriver à une toute autre conclusion.

Il existe des Cavernicoles partout où il y a des massifs calcaires et des eaux souterraines.

Certes, il y a des différences dans le peuplement des différentes régions, mais cela tient à des causes multiples et *locales*. Il n'est pas possible d'admettre, en l'état actuel de nos connaissances, une cause générale qui puisse rendre azoïque une vaste portion du domaine souterrain.

Si, jusqu'à présent, la faune cavernicole de la zone de BEDEL et SIMON est la plus riche et la plus variée, cela doit surtout tenir au fait que les grottes de cette zone ont été les seules bien étudiées.

En Algérie, par exemple, dans les provinces d'Alger et de Constantine, beaucoup de grottes sont complètement sèches et azoïques, mais celles qui sont suffisamment humides sont par-

faitement peuplées. Comme, d'autre part, les massifs calcaires n'y sont pas très nombreux, il est certain qu'on ne peut s'attendre à trouver dans ces pays une population cavernicole comparable à celle du Karst autrichien ou des Pyrénées. Mais je suis convaincu que les massifs calcaires, vastes, suffisamment humides, et situés en dehors des zones polaires, doivent cacher dans leurs cavités une riche population cavernicole, quelle que soit leur situation géographique.

Cette question préliminaire une fois examinée, il nous reste à voir ce qu'on peut déduire de l'étude de la chorologie des Cavernicoles. Malheureusement, il faut convenir que nous ne savons presque rien à ce sujet ; les essais timides faits dans cette voie n'ont fourni que de vagues indications, d'ailleurs très souvent fausses. Je crois qu'il ne peut en être autrement, car toute étude chorologique me semble prématurée même pour le groupe le mieux étudié, les Coléoptères. Certes, on peut s'amuser à dresser des tables statistiques et disposer des noms en belles colonnes, mais l'importance d'un tel travail sera nulle. Pour faire œuvre sérieuse il nous manque, pour tous les groupes, un certain nombre d'études préliminaires indispensables : de bonnes révisions taxonomiques, des études sur l'origine et sur la filiation, sur l'éthologie, etc... A ces lacunes s'ajoute aussi l'absence presque complète de renseignements sur les régions situées en dehors de la zone de BEDEL et SIMON.

Mais, même lorsque ces lacunes seront comblées, on ne pourra se livrer à l'étude chorologique des Cavernicoles pris en bloc ; car les faunes et les flores souterraines sont des faunes et des flores dérivées, formées par une agglomération d'êtres absolument différents, dont l'origine, l'âge, l'ancienneté d'immigration sont très divers. On sera donc réduit à faire des chorologies spéciales pour chaque groupe homogène, ce qui ne sera pas moins intéressant.

Ce que je viens de dire ne doit pas nous empêcher d'examiner quelques questions très générales dont la solution intéresse au plus haut point la chorologie des Cavernicoles.

X. Origine des Cavernicoles.

Tout le monde admet que le domaine souterrain n'est pas un habitat primitif ; on est d'accord, par conséquent, pour considérer les Cavernicoles comme des immigrants qui ayant quitté leur ancienne demeure ont eu à subir une adaptation plus ou moins profonde à leur nouvel habitat.

Ces immigrants proviennent de plusieurs habitats épigés différents ; leur origine est donc multiple.

Origine terrestre. — La très grande majorité des Cavernicoles est terrestre et dérive de souche terrestre. Je n'insiste point.

Origine limnique. — Les faunes des eaux douces superficielles ont beaucoup de représentants dans les eaux souterraines. On peut se demander si les crues, fréquentes dans le domaine souterrain, suivies de périodes d'assèchement, n'ont pas occasionné la transformation de formes aquatiques en formes terrestres, étant donné que l'humidité constante qui règne dans les cavernes facilite singulièrement cette transformation ; je rappelle seulement le cas du *Niphargus* et du Copépode mentionnés autre part (voir p. 419). Pour l'instant, on ne connaît pas de Cavernicoles vraiment terrestres auxquels on puisse assigner cette origine, mais la rencontre d'une semblable forme ne serait pas étonnante.

Origine marine. — Les découvertes de ces dernières années permettent d'attribuer une origine marine à certains Cavernicoles d'eau douce. Le fait est certain pour *Cruregens* de la Nouvelle-Zélande, il l'est moins pour les Cirolanides et Sphaeromiens d'Europe et du Texas, car ces groupes ont des représentants limniques et l'on ignore encore la vraie filiation de ces Crustacés cavernicoles. Quant aux Poissons cavernicoles de Cuba, on peut jusqu'à nouvel ordre les considérer comme de souche marine.

XI. Mode de peuplement du domaine souterrain.

Il est nécessaire de résoudre une question préliminaire avant d'aborder l'examen des voies suivies par les Epigés dans leur immigration dans le domaine souterrain.

PACKARD (1889), LANKESTER (1893), et beaucoup d'autres, pensent que le peuplement des cavernes est dû au hasard des accidents variés qui ont pu y entraîner des habitants des zones superficielles. PACKARD admet aussi que les Animaux de grande taille, et même l'Homme, ont pu contribuer à ce peuplement en transportant dans les grottes les petits Animaux ou les germes accrochés à leur surface. En un mot, les biospéologistes de cette école croient que l'immigration dans les cavernes a été involontaire.

EIGENMANN (1898), GARMAN (1892), etc., pensent avec juste raison que cette immigration a été volontaire.

Je ne veux point dire que l'immigration ne puisse en aucun cas avoir été involontaire. Je pense que le cas a pu se présenter dans certaines conditions. Il faut, en effet, faire une distinction parmi les espèces pouvant être entraînées dans les cavernes.

Les êtres très inférieurs qui n'offrent pas d'adaptation spéciale aux habitats épigés, ont pu faire souche une fois entraînés par accident dans le domaine souterrain. Ainsi certains Oligochètes terricoles, par exemple, peuvent être transplantés sans dommage dans une grotte à sol convenable. Mais ces êtres n'ont que très rarement fourni de vrais troglobies ; ils forment la masse de ceux qui habitent indifféremment les domaines souterrain et épigé. D'autre part, nous avons vu que les Plantes, qui sont certainement et toujours entraînées par accident (eaux de ruissellements, vents, bois flottés, animaux sauvages, etc.) dans les grottes, ne paraissent pas avoir donné naissance à des formes spéciales.

On voit donc que cette catégorie d'êtres épigés n'a pas contribué notablement à donner son caractère spécial à la faune

des cavernes. Ce n'est d'ailleurs pas de ceux-là qu'il est question dans la théorie des PACKARD et LANKESTER.

Il s'agit, en effet, des autres animaux plus élevés en organisation, comme les Arthropodes, Poissons, Batraciens, etc. Or, pour ceux-là je crois que l'immigration a certainement été volontaire et progressive, sans pour cela exclure la possibilité de très rares exceptions ; il n'est pas difficile de le démontrer.

Remarquons d'abord que, sauf exception douteuse, tous les Cavernicoles descendent de formes épigées lucifuges, à appareil optique plus ou moins réduit et à compensation plus ou moins parfaite pour l'impossibilité de voir ; ces formes étaient pour ainsi dire prédestinées à peupler les cavernes. Notons ensuite que journellement des représentants des formes vraiment photophiles (Lépidoptères, Hyménoptères, etc.) sont entraînés dans le domaine souterrain, et pourtant aucun n'y a fait souche.

D'autre part, les Animaux fixés, qui ne peuvent changer de place par eux-mêmes, n'ont pas colonisé les grottes. Et n'oublions pas, pour finir, que l'horreur de l'obscurité est un sentiment d'animal très supérieur, et que la lumière est moins indispensable à beaucoup d'Animaux qu'une température invariable et une humidité constante, et ce sont justement les importants avantages que les Cavernicoles sont allés chercher volontairement dans le domaine souterrain.

Les voies d'accès qui ont servi à l'immigration dans les cavernes ont été, et sont encore, multiples.

La principale, pour les Cavernicoles terrestres, doit être la fente. Les Animaux épigés lucifuges se cachent non seulement sous les pierres, mais dans les fissures des roches, et ils ne sont abondants et variés que là où la surface de la terre leur offre semblables abris. A ce point de vue, les régions karstiques sont particulièrement favorables ; car, d'une part, les fissures y sont innombrables et, d'autre part, l'érosion fournit en abondance les pierres plates si aptes à servir de confortables demeures.

Il est vrai que dans les régions karstiques l'eau ne peut séjourner longtemps à la surface, et la sécheresse qui y règne

est caractéristique de ces régions ; mais c'est justement ce fait qui est favorable au peuplement du domaine souterrain. Les Lucifuges superficiels sont, en effet, forcés de rechercher l'humidité nécessaire à leur existence dans la profondeur des massifs calcaires. Cette descente des Animaux dans les profondeurs de la terre à la recherche de l'humidité, et aussi d'une température convenable, est un phénomène absolument général. Dans les pays chauds, pendant la saison sèche, des fentes de retraits, quelquefois très grandes, se forment dans les terrains plastiques ; les animaux s'y réfugient et n'en sortent qu'aux premières pluies. Dans les régions karstiques, à cause de leurs vastes espaces souterrains, l'immigration périodique dans les profondeurs s'est transformée plus souvent qu'ailleurs en séjour permanent.

Une voie d'accès, moins importante, qui a ouvert le domaine souterrain à l'immigration des Superficiels, est l'entrée des grottes. C'est par là qu'ont pénétré un certain nombre d'Animaux de grande taille, et tous ceux qui descendent de cette faune spéciale qui a choisi l'entrée des grottes comme habitat préféré.

Les aquatiques ont eu aussi les deux voies d'accès à leur disposition : la fente et les pertes de rivières ou de lacs. C'est par là qu'ils ont colonisé les niveaux d'eau et les lacs ou rivières souterraines.

On pourrait croire que la colonisation des eaux souterraines s'est fait le plus souvent d'une façon involontaire, puisque les Animaux aquatiques ne peuvent, souvent, résister aux flots qui les entraînent. Je ne crois pas plus à l'efficacité de l'accident dans ce cas que dans l'histoire de la colonisation terrestre ; car les mêmes arguments peuvent être invoqués dans les deux cas. L'observation a d'ailleurs démontré qu'à l'entrée et à la sortie des eaux souterraines, les faunes lucicoles et cavernicoles demeurent confinées chacune dans son domaine, et pourtant les crues doivent souvent opérer des mélanges.

Pour les animaux d'origine marine, c'est la fente qui a dû

être la voie d'accès dans les niveaux d'eau souterrains. On sait qu'à l'exception des Poissons aveugles de Cuba, dont l'histoire n'est pas connue, tous ces Animaux sont très petits. Ils ont donc pu facilement passer à travers les fissures des niveaux d'eau qui souvent se déversent sous le niveau de la mer. Quand l'eau de ces niveaux est sous pression à cause des crues, l'eau douce refoule l'eau de mer ; en temps de sécheresse c'est, au contraire, l'eau salée qui pénètre dans les couches perméables qui affleurent sous le niveau de la mer. Il existe donc une zone qui présente souvent, de la mer vers la terre, un dessalement progressif des eaux, circonstance éminemment favorable à l'émigration des animaux d'un milieu dans l'autre.

Les grandes sources sous-marines des régions karstiques peuvent aussi servir de voie d'accès dans les rivières souterraines ; l'on a constaté chez quelques-unes le même renversement dans le sens du courant que dans les niveaux d'eau.

XII. Epoque de peuplement du domaine souterrain et ancienneté des Cavernicoles.

Avant de chercher à savoir si les Cavernicoles sont d'origine ancienne ou d'origine récente, il faut discuter la question de l'âge des cavernes ; il faut examiner, en effet, depuis quand l'habitat souterrain est prêt à recevoir les colons du domaine superficiel.

Constatons d'abord que dans toutes les périodes géologiques se sont formés des calcaires et des roches pouvant contenir des niveaux d'eau. Il est certain, ensuite, que les agents qui actuellement travaillent à l'établissement d'un domaine souterrain travaillèrent aussi aux époques antérieures. Il ne nous est pas permis d'affirmer, ou même de supposer, qu'un massif calcaire ait été moins fissuré et moins attaqué par les agents atmosphériques pendant les époques primaire, secondaire ou tertiaire qu'il ne l'est actuellement, et il en est de même pour la circulation des eaux souterraines et pour la formation de rigoles habitables dans les niveaux d'eau.

Il suffit d'avoir indiqué qu'à toutes les époques les mêmes agents ont travaillé qualitativement de la même manière les mêmes matériaux pour conclure qu'un domaine souterrain habitable a toujours existé, et que, par conséquent, il n'y a aucune raison de croire que les Cavernicoles aussi n'aient pas existé.

Mais il n'en résulte nullement que le même domaine souterrain et que les mêmes Cavernicoles ou leurs descendants se soient perpétués jusqu'à nos jours. Or, c'est justement ce qu'il faudrait savoir ; c'est cette continuité à travers les périodes géologiques qui offre seule un intérêt capital.

Un exemple concret fera mieux saisir ma pensée. Prenons un massif calcaire d'âge dévonien. Nous sommes sûrs qu'une fois émergé il a dû être façonné par les agents atmosphériques, et que très rapidement il a dû être rempli de fissures et de cavernes. Nous pouvons également admettre que le nouveau domaine souterrain a été peuplé par des êtres variés. Mais peut-on admettre que le domaine souterrain contenu dans les flancs de ce massif calcaire ait pu subsister et offrir des conditions d'existence suffisantes depuis cette époque jusqu'à aujourd'hui sans interruption ? En d'autres termes, pouvons-nous espérer trouver des grottes datant du carboniférien et peuplées depuis cette époque par les descendants des premiers colons ?

L'observation directe a fourni fort peu de données relatives à ce problème ; il est vrai que cette question n'a pas suffisamment occupé les géologues. MARTEL (1903) cite une grotte comme étant certainement antérieure au pliocène moyen, puisqu'on a trouvé à son intérieur des dépôts de cet âge. C'est l'âge le plus ancien qu'on puisse attribuer avec assurance à une grotte non comblée. Parmi les grottes comblées on en trouve datant d'époques bien plus anciennes. MARTEL et VAN DEN BROECK (1906) en citent qui furent remplies par des dépôts tongriens ; les phosphorites du Quercy sont déposés dans des fissures existant déjà au début de l'époque tertiaire.

On ne peut donc pas par l'observation directe démontrer l'existence de grottes habitables très anciennes.

On peut alors se demander si l'existence de semblables grottes est possible à imaginer, car plusieurs conditions, qu'il doit être difficile de rencontrer réunies, sont nécessaires pour que pareille éventualité puisse se produire.

Il faut d'abord supposer l'existence d'un massif calcaire très ancien, ayant été constamment émergé et n'ayant pas subi de trop puissantes actions géomorphogéniques. Il faut que ce massif n'ait pas été recouvert par d'autres dépôts qui auraient pu le protéger contre l'action des agents atmosphériques. Il faut aussi, pour la continuité de la faune, qu'il ait été situé en dehors des zones ayant subi des périodes glacières. Il faudrait également savoir si un semblable massif calcaire, constamment émergé et non protégé par une couverture d'autres terrains, aurait pu résister à l'action des agents atmosphériques. On sait la puissance avec laquelle la corrosion et l'érosion agissent sur le calcaire ; aussi peut-on se demander si notre massif n'aura pas été assez rapidement transformé en totalité en terra rossa.

C'est le devoir des géologues de nous renseigner d'une façon précise sur ce sujet ; en attendant, on peut admettre que les grottes très anciennes doivent être fort rares, mais qu'à partir de l'époque tertiaire elles ont pu fréquemment se conserver jusqu'à nos jours.

En supposant connu l'âge d'un certain nombre de grottes, il ne faudrait pas conclure que les plus anciennes sont peuplées par les faunes les plus archaïques, et les plus récentes par les faunes les plus jeunes. Des Cavernicoles peuvent être plus anciens que la grotte qu'ils habitent actuellement, car ils ont pu émigrer d'une autre région du domaine souterrain. D'autre part, la faune d'un massif calcaire peut être beaucoup plus récente que le massif lui-même; un événement a pu s'accomplir, qui, tout en ne causant aucun dommage au calcaire, a pu complètement détruire l'ancienne faune et laisser le terrain vierge pour une colonisation nouvelle. Les périodes glacières anciennes (on en a signalé de permiennes) et récentes ont pu jouer ce rôle.

Ces considérations, et ce ne sont pas les seules, suffisent pour

montrer combien la question de l'ancienneté des Cavernicoles est difficile à résoudre si l'on prend en considération l'âge de l'habitat. Elle n'est pas plus facile si l'on s'adresse aux Cavernicoles eux-mêmes. Pour cette étude, comme pour tout ce qui touche aux Cavernicoles, on s'aperçoit très vite qu'on n'a pas affaire à un groupement homogène mais à un assemblage hétérogène de formes qui ont chacune leur histoire particulière.

En effet, dans la même région du domaine souterrain, on peut rencontrer toutes les catégories suivantes :

I. Des êtres qui habitent indifféremment les grottes et les abris superficiels.

II. Des Cavernicoles strictement limités au domaine souterrain, mais qui possèdent des parents très proches dans le domaine épigé de la même région.

Ces deux catégories sont, en général, composées de Cavernicoles plus ou moins récents.

III. Des Troglobies qui ont une extension géographique plus vaste que leurs proches parents lucicoles.

IV. Des Troglobies dont les parents n'existent que dans un habitat différent.

Ces deux dernières catégories sont composées de Cavernicoles plus ou moins anciens.

Même entre êtres d'une même catégorie, il peut y avoir des différences d'âge considérables.

Il est donc absolument impossible de parler, si l'on veut user d'une certaine précision, de « l'âge de la faune cavernicole » considérée comme un bloc, car chaque forme a son histoire particulière.

Pourtant PACKARD (1889) soutient que toute la faune cavernicole du monde entier est très récente; qu'elle date du commencement de la période quaternaire, et il croit devoir ne pas lui accorder plus de dix à quinze mille ans d'existence.

CHILTON (1894) est plus prudent ; il admet la possibilité d'une faune plus ancienne que le commencement du quaternaire, mais il croit aussi qu'en général l'ensemble est très récent. Il assigne

à la faune qu'il a découverte dans les niveaux d'eaux de la plaine de Canterbury (Nouvelle-Zélande) un âge post-pliocène, le même que celui de la plaine elle-même, ce qui ne me semble pas absolument démontré.

Je pense que du moment que la faune cavernicole de Canterbury n'a pas de parents épigés, vivant actuellement dans la région, il faut lui attribuer un âge bien plus considérable ; l'âge de l'habitat, comme je l'ai dit plus haut, ne suffit pas pour fixer, sans autre considération, l'âge de la faune, surtout lorsqu'il s'agit de faune limnique.

Carpenter (1895) constate aussi la vaste dispersion de certaines espèces cavernicoles : Amérique du Nord, Irlande, Méditerranée. Il croit que les grottes (et par ce mot il ne comprend, comme tous ces contemporains, que les macrocavernes à l'exclusion des autres régions bien plus importantes du domaine souterrain) sont récentes, tandis que la communication entre ces diverses régions doit être plus ancienne. Donc, il trouve l'explication dans la transformation convergente des souches sous l'influence des mêmes facteurs. Il déclare que si ses déterminations spécifiques sont exactes « we shall have proof that the independant development of the same species under similar conditions, but in widely distant localities, have taken place ».

Tout en ne niant pas le rôle possible des phénomènes de convergence dans l'histoire de quelques Cavernicoles, je ne puis admettre ni l'universalité de son action, ni les conséquences qu'en tire Carpenter. On verra plus bas que, si beaucoup de grottes peuvent être considérées comme récentes, il ne s'en suit pas qu'un domaine souterrain habitable n'ait pas existé avant elles. Les cas bien établis de vaste répartition d'un groupe cavernicole (*Cambarus*, *Proteus*, etc.) sont certainement une preuve de l'ancienneté de ces formes et la convergence, portant sur autre chose que les quelques caractères d'adaptation à la vie souterraine, ne peut entrer en ligne de compte. De plus, il est inexact que les cavernes offrent partout exactement les mêmes

conditions d'existence ; il est donc difficile de concevoir une évolution convergente capable de produire des espèces identiques dans des régions très éloignées l'une de l'autre.

Ces quelques objections rendent inacceptables, me semble-t-il, les idées de CARPENTER.

PEYERIMHOFF (1906) a tout récemment proposé une séduisante théorie pour fixer l'âge des Cavernicoles terrestres. Il commence par constater que la sécheresse et l'humidité jouent un rôle capital dans la vie des Cavernicoles, et que les cavernes n'ont été habitables que vers le début du quaternaire.

Or, à l'époque moustérienne le climat était constant et humide ; les souches de nos Cavernicoles pouvaient habiter la surface de la terre. Dans la période suivante, le Solutréen, le climat devient sec et variable, et les cavernes s'assèchent progressivement. Les espèces délicates, incapables de s'adapter à ce changement climatérique, disparaissent ou émigrent, « quelques-unes remontent sur les hauteurs nuageuses et bien arrosées, ou restent dans les anciennes forêts ; d'autres pénètrent dans les cavités du sol où le climat moustérien s'est conservé jusqu'à nos jours. Les formes grandes et agiles peuplent les cavernes ; les formes petites et lentes se contentent du sol et des crevasses. »

Le peuplement des cavernes s'est constamment poursuivi depuis : « Au fur et à mesure du dessèchement de l'atmosphère, il a porté sur des espèces de plus en plus résistantes ; ainsi, le degré de résistance à la sécheresse extérieure, s'il était susceptible de mesure, pourrait dater l'immigration des diverses formes souterraines.

La faune aquatique est peut-être beaucoup plus ancienne que la terrestre.

Je crois que si PEYERIMHOFF avait essayé d'écrire l'histoire d'un groupe homogène de Cavernicoles (et c'est la seule manière, à mon avis, d'arriver à un résultat certain en biogéographie) il aurait été bien embarrassé pour faire usage de son hypothèse, car nombreuses sont les objections de détail qu'on

peut opposer à sa manière de voir. Il existe aussi des objections plus générales ; je veux en mentionner quelques-unes ici.

Remarquons d'abord que son hypothèse ne peut s'appliquer qu'à une partie restreinte de la surface terrestre, et qu'il y a des cavernicoles partout.

Il n'est pas exact de dire que le domaine souterrain n'était pas habitable pendant la période humide ; certes, le niveau des vallées était plus élevé, mais il est impossible d'en conclure que les massifs calcaires étaient complètement submergés. Si l'on peut admettre que la zone hydrostatique active était au niveau des grottes actuelles, il est non moins certain qu'il y avait au-dessus une zone non submergée, remplie de fentes et de grottes habitables, qui a été en partie ou totalement enlevée par l'érosion. D'ailleurs, que seraient devenues les Chauves-souris dont les plus anciens restes sont éocènes ! Auraient-elles modifié leurs mœurs, ou auraient-elles émigré vers des pays plus secs pour revenir ensuite ? Il n'est pas permis de le supposer.

Les cavernes sont aussi habitées dans les pays pluvieux que dans les pays secs, dans les anciennes forêts humides que dans les causses nus.

Certes, l'humidité joue un rôle très important dans la biologie des Cavernicoles, et c'est avec raison que PEYERIMHOFF insiste sur son importance, mais il n'est pas possible de la considérer comme l'unique raison du peuplement de cavernes. Ce peuplement est dû à des causes multiples et *spéciales* à chaque souche de Cavernicoles. Est-il bien certain que la recherche de l'humidité ait été la cause de l'immigration des Locustides et de beaucoup d'Aranéides cavernicoles, par exemple ?

Est-il bien démontré que dans les régions épigées sèches il n'y ait pas d'animaux aussi sensibles à l'assèchement que le plus sensible des Cavernicoles ? Et si de semblables animaux peuvent trouver le moyen de se défendre contre l'assèchement, sans descendre dans le domaine souterrain, est-il possible d'admettre que le degré de la résistance à la sécheresse peut dater l'immigration des Cavernicoles ?

On connaît des Cavernicoles terrestres dont la présence ou la répartition dans le domaine souterrain ne peut s'expliquer que par des conditions géographiques antérieures au pléistocène. Ainsi *Phalangodes* est un représentant de la faune tropicale, et il est parfaitement isolé en Europe. *Anophthalmus* existe aussi bien en Amérique qu'en Europe et, à moins de se rabattre sur la « convergence », il faut bien admettre entre les deux régions des relations continentales, qui ont effectivement existé mais avant le pléistocène. On trouvera dans un mémoire sous presse la description des formes archaïques d'Isopodes terrestres qui n'ont pas de parents dans la faune actuelle, etc.

J'en conclus qu'on ne peut, pour fixer l'âge des Cavernicoles, se servir de l'attrayante hypothèse de PEYERIMHOFF, même si l'on considère uniquement la faune européenne ; cependant, parmi les idées qu'elle contient, il y en a qui se trouveront probablement réalisées dans l'histoire de certains Cavernicoles.

Et j'arrive derechef à l'idée déjà exprimée que la faune cavernicole terrestre, comme l'aquatique, est un mélange de formes d'âges très différents où les très anciennes, antéquarternaires, ne peuvent pas manquer. J'accorde cependant volontiers que les formes archaïques sont plus nombreuses parmi les aquatiques. Et, dans mon idée, cela tient surtout à l'aire de dispersion plus grande et aux chances de destruction moindre des limniques.

GARMAN (1892), LENDENFELD (1896), CARPENTER (1895), VIRÉ (1901), HAY (1902), etc., admettent plus ou moins explicitement l'existence de formes très anciennes dans les cavernes, et très nettement des formes antérieures au pléistocène.

D'ailleurs, parmi la faune d'eau douce les formes anciennes abondent. Inutile de citer des exemples, car presque tout le monde est d'accord à leur sujet. Leur nombre, au fur et à mesure des progrès de la biospéologie, ne peut manquer d'augmenter beaucoup, à en juger par les résultats obtenus dans ces dernières années.

Pour résoudre la question de l'âge des Cavernicoles, il faudrait pouvoir aussi s'adresser aux données de la paléontologie ;

malheureusement, on ne connaît guère de Cavernicoles fossiles. DOLLFUS (**1904**) a cependant décrit un genre nouveau fossile d'Isopode terrestre (*Eoarmadillidium*) trouvé dans une brèche, probablement tertiaire, d'os de Chauve-souris. Il hésite à considérer cet Isopode comme cavernicole, parce qu'il est oculé et qu'il n'existe pas d'*Armadillidium* cavernicole ; cette dernière raison n'est pas valable, puisque VERHOEFF (**1900**) en a décrit une espèce des grottes de l'Herzegovine.

Je viens d'établir que les formes anciennes ne sont pas rares dans le domaine souterrain, et que souvent ce sont les *relicta* d'un groupe actuellement disparu de la contrée et qui avait auparavant une répartition plus vaste.

Examinons maintenant pourquoi ces Animaux se sont conservés dans les cavernes et quelles sont les causes qui les ont fait disparaître ailleurs. Les problèmes que soulèvent ces questions, qui se posent aussi pour d'autres faunes, sont très complexes et toujours difficiles à résoudre ; dans le cas des Cavernicoles, l'absence des données nécessaires est telle qu'il est même impossible actuellement d'entrevoir leur solution prochaine.

Cela ne nous avance guère de dire avec VIRÉ (**1889**, p. 112) : « Le milieu des cavernes est un des milieux les plus constants qui existent : une fois accomplies les modifications dues à l'obscurité, l'animal ne doit plus, *a priori*, subir d'autres changements notables, ce qui explique et justifie (*sic*) la présence d'espèces disparues partout ailleurs. »

D'une part, en effet, on ne peut actuellement démontrer qu'il existe de ces relicta qui ne diffèrent de leur souche épigée que par les caractères spéciaux dus à l'adaptation cavernicole. On peut constater, au contraire, entre ces Cavernicoles et leur souche lucicole, des différences d'ordre spécifique, et même génériques, autres que les caractères adaptatifs à la vie obscuricole. Le « milieu des cavernes » n'est donc pas si constant que le veut VIRÉ ; je vais, d'ailleurs, signaler, dans le chapitre suivant, des causes nombreuses de variations qui ont dû l'affecter dans le cours des époques géologiques.

D'autre part, on connaît des relicta aussi dans le domaine épigé. Dans tous les habitats, même les moins constants, les faunes actuelles sont un mélange de formes anciennes plus ou moins modifiées, ayant persisté, et de formes récentes très différentes de leur souche.

Il convient donc de ne pas suivre VIRÉ (**1904***a*) qui communique à l'Académie des sciences de Paris, parmi ses « conclusions en grande partie nouvelles », que la présence des Animaux dont il est question, dans les cavernes, démontre que « c'est là un point important pour les doctrines de l'évolution, en ce sens que l'on constate ainsi la transformation et la disparition d'une forme si le milieu vient à se modifier trop profondément, ou, au contraire, la permanence même à travers les périodes géologiques si, au contraire, le milieu reste constant », car, si cette conclusion est vraie dans son sens général, — et alors sa paternité doit, il me semble, être attribuée à LAMARCK, — en tant qu'explication de la persistance des formes anciennes dans les cavernes, elle est en général fausse.

Les facteurs qui peuvent modifier la répartition géographique d'une espèce ne sont pas seulement les facteurs climatériques ou physiques. Il y en a d'autres, biologiques, dont l'importance est souvent extrême. *Cambarus*, en Europe, n'a pas de parents lucicoles. Peut-on affirmer que ce sont les facteurs physiques qui ont fait disparaître la souche épigée ? En aucune façon, puisque *Cambarus* a persisté en Amérique, aussi bien à la surface que dans les cavernes, et que sa patrie, l'est des Etats-Unis, a subi les mêmes vicissitudes climatériques que l'Europe. N'est-il pas plus logique de supposer que les *Cambarus* épigés d'Europe ont disparu devant *Astacus*, et que le représentant cavernicole du genre a persisté, car il n'avait pas semblable ennemi à combattre dans son domaine (1) ? Et ne pourrait-on pas écrire semblable histoire pour *Proteus* ?

(1) *Astacus* est répandu en Europe, Sibérie, Corée, Japon et dans les Etats-Unis d'Amérique à l'ouest des Montagnes Rocheuses. *Cambarus* habite le Mexique et les Etats-Unis à l'est des Montagnes Rocheuses. ORTMANN (**1902**) pense que *Astacus* a envahi l'Amérique du

VIRÉ (1899, 1901, etc.) a tiré ses conclusions de l'étude d'un groupe d'Isopodes qu'il considérait à tort comme homogène. Ses spéculations phylogénétiques et paléontologiques sont donc illégitimes. Ces Crustacés sont-ils tous des formes anciennes? Cela n'est pas du tout certain. Dérivent-ils directement de formes marines? VIRÉ l'affirme, mais il n'est pas encore possible de le savoir, car les Cirolanides, comme les Sphaeromiens, ont des représentants actuels d'eau douce et d'eau saumâtre, et l'histoire réelle des différentes formes ne peut être précisée faute d'études suffisantes.

Les Sphaeromiens cavernicoles (*Monolistra*, *Caecosphaeroma*, *Vireia* et *Spelaeosphaeroma*) (1) forment un groupe très homogène, et sont très probablement étroitement alliés entre eux. Tous proviennent des bassins des eaux tributaires de l'Adriatique et de la Méditerranée occidentale, et n'ont pas été trouvés ailleurs. Ils paraissent avoir des affinités avec *Campecopea*, qui pourtant est une forme marine boréale.

L'homogénéité du groupe et son étroite localisation suggèrent plutôt l'idée d'une origine monophylétique. Leur forme indique qu'ils ne sont pas adaptés à vivre dans les fentes étroites, mais dans de larges espaces aquifères, comme les lits des rivières et des ruisseaux souterrains. D'où il résulte qu'il est bien plus probable qu'ils descendent d'une forme épigée, déjà adaptée à la vie dans les eaux douces et actuellement disparue. Il est donc probable que nous avons affaire à des relicta anciens.

Les Cirolanides cavernicoles (*Cirolanides*, *Sphaeromides*, *Faucheria* et *Typhlocirolana*) ont une répartition géographique infiniment plus vaste : bassin du Rhône, Baléares, Texas. Leurs affinités entre eux sont encore obscures, faute de documents suffisants pour les trois premiers ; *Typhlocirolana* me paraît très

Nord par la région actuellement occupée par le détroit de Behring; ce genre a persisté à l'ouest des Montagnes Rocheuses, mais les colonies qui avaient passé de l'autre côté de ces montagnes se transformèrent en *Cambarus*. Cette théorie d'ORTMANN pourrait se concilier avec l'explication que je suggère.

(1) C'est à tort que FERUGLIO (1904) et DOLLFUS et VIRÉ (1905) considèrent *Spelaeosphaeroma* comme voisin de *Faucheria*, car c'est un Sphaeromien et non un Cirolanide; les dessins de FERUGLIO le montrent sans erreur possible.

voisine, sinon génériquement identique avec *Cirolanides*. Les autres paraissent aussi avoir des affinités étroites avec les premiers, mais il n'est pas possible de savoir si cela est dû à la convergence ou à des liens du sang étroits. *Typhlocirolana* est très étroitement alliée au genre *Cirolana*, qui a été certainement sa souche et probablement celle des trois autres. *Cirolana* est presque cosmopolite, se rencontre à toutes les profondeurs et on la trouve aussi dans l'eau douce; mais la forme des Cirolanides cavernicoles est telle qu'elle permet de concevoir leur descendance directe de formes marines, entrées dans le domaine souterrain par les niveaux d'eau qui ont un écoulement sous-marin, comme cela s'est certainement effectué pour le *Cruregens* néo-zélandais de CHILTON (1894). Leur vaste répartition, d'autre part, nous suggère la possibilité d'une origine polyphylétique. Il est donc possible qu'ils soient d'origine récente.

Voilà donc ce qui semble découler de ce que nous savons de Sphaeromiens et des Cirolanides cavernicoles. On ne peut rien tirer des données paléontologiques pour rendre plus précise cette vague esquisse. Ce qui est, par contre, évident, c'est que l'histoire des deux groupes doit être tout à fait différente, et que, d'autre part, il n'est pas possible de savoir quel rôle a pu jouer dans ces deux histoires « le milieu constant des cavernes », si même il en a joué un.

Concluons donc. Les raisons de la persistance dans le domaine souterrain de formes anciennes sont multiples et spéciales à chaque forme. Du peu que nous savons il ressort que l'isolement géographique de ces Cavernicoles résulte de la disparition de leur souche épigée de l'aire de leur habitat actuel, plus souvent que d'une transformation de ces souches. Dans la disparition des souches épigées, les facteurs biologiques ont dû jouer un rôle plus considérable et agir plus souvent que les facteurs physiques.

Les grands changements climatériques se font sentir en même temps et de la même façon dans le domaine souterrain et l'épigé. Ils doivent tendre à maintenir les ressemblances entre les faunes

des deux habitats, tandis que les facteurs biologiques doivent accentuer les différences.

Que reste-t-il donc à l'actif du facteur constance du « milieu des cavernes » ? Il me semble qu'il a, à peu de chose près, une réputation usurpée. PIOCHARD DE LA BRÛLERIE (1872) a déjà depuis longtemps démontré que le domaine souterrain est variable dans l'espace ; plus loin, il sera démontré qu'il est aussi variable dans le temps. Certes, le fait qu'il est généralement moins influencé par l'amplitude des variations climatériques que le monde épigé lui donne un avantage sur ce dernier, mais sa stricte dépendance des moyennes est en sa défaveur souvent, comme on le verra plus bas. Somme toute, je crois que la constance toute relative des conditions d'existence du monde souterrain a rarement été la cause réelle de la persistance des formes anciennes.

XIII. La modification et la destruction du domaine souterrain, et le sort des Cavernicoles.

Les modifications que peut subir le domaine souterrain dans le cours des temps sont nombreuses et les causes de destruction le sont encore plus. Il importe d'en examiner les principales.

Les changements climatériques généraux font sentir leur influence dans les cavernes. Si la température moyenne annuelle s'élève ou s'abaisse, elle provoquera une variation correspondante dans l'intérieur des massifs calcaires ou des niveaux d'eau. Mais comme ces changements sont très lents, il est probable que leur influence sur les Cavernicoles est insignifiante, sauf dans le cas d'un abaissement de température près de 0° ou au-dessous. Il est fort probable que, dans ce dernier cas, les Cavernicoles sont détruits, sans qu'il résulte nécessairement semblable destruction pour les épigés de la même région. L'Epigé dans une région à température moyenne annuelle de 0°, ou au-dessous, peut jouir de saisons où la température est suffisamment élevée pour lui permettre de vivre convenablement ; mais le Cavernicole n'a pas semblable avantage, la température de

son milieu étant rarement différente de cette même moyenne. Si nous supposons maintenant un pays envahi par une glaciation intense, comme cela arrive au Groenland, par exemple, il est certain que tous les Cavernicoles terrestres seront détruits, non seulement par le froid, mais par la famine ; toute la nourriture souterraine provient du monde épigé, et dans les pays à inlandsis cette source est tarie. Mais des êtres superficiels peuvent cependant subsister.

Pour les Cavernicoles aquatiques, les conditions paraissent plus favorables. Il existe de l'eau liquide sous les masses de glace, et comme les êtres aquatiques peuvent parfaitement vivre à une température de 0° (les Animaux marins vivent très bien à —2°), on pourrait en déduire la persistance des aquatiques souterrains, s'il était possible de leur trouver une source suffisante de nourriture.

Bien des recherches restent à faire pour pouvoir vérifier les considérations toutes théoriques qu'on vient de lire. Pourtant, l'on sait déjà que les grottes situées dans le périmètre des grands glaciers pléistocènes sont relativement plus pauvres que les autres, et que leur faune paraît plus récente. On sait aussi qu'il en est de même pour les cavernes situées à de grandes altitudes, dans les régions où la moyenne annuelle est très basse. Mais l'on sait aussi que les Cavernicoles résistent très bien aux basses températures, et l'on ignore malheureusement encore si les glacières naturelles sont habitées ou non. Il n'est donc pas possible de conclure.

Les changements de l'état hygrométrique ont la plus grande influence sur les cavernes et leurs habitants. Ces changements peuvent se manifester de deux manières : par la diminution ou par l'augmentation de l'humidité.

L'assèchement complet d'une portion du domaine souterrain occasionne naturellement la disparition des Cavernicoles, aussi bien aquatiques que terrestres, mais cet assèchement total est bien difficile à imaginer, même dans les pays désertiques, car on a constaté dans ces régions aussi la présence de niveaux

d'eau plus ou moins profonds. L'établissement d'un régime sec dans une région doit donc avoir pour résultat seulement la disparition des Cavernicoles habitant les macrocavernes, et le déménagement des amateurs de fentes dans les étages inférieurs. Il est vrai que s'ils y retrouvent l'humidité nécessaire ils sont exposés au manque de nourriture, car les ressources alimentaires diminuent, et rapidement, de la surface vers l'intérieur. Mais on conçoit plus facilement la possibilité d'une persistance des Cavernicoles aquatiques dans les niveaux d'eau profonds. Somme toute, le résultat final d'un climat sec doit être la disparition complète des Cavernicoles terrestres avec la persistance possible des aquatiques.

L'établissement d'un régime humide, comme celui qui fut la cause des périodes glacières, occasionne de graves perturbations dans le monde souterrain. D'abord, par l'extension glacière dont j'ai mentionné les effets plus haut, ensuite par le rôle énorme que prennent les eaux courantes. C'est l'époque du creusement des vastes cavernes, et l'âge d'or des Cavernicoles aquatiques. Mais ces périodes sont moins favorables aux Cavernicoles terrestres ; le niveau hydrostatique s'élève et les cavernes sont balayées par les crues. La vie des habitants des macrocavernes devient difficile et les habitants des fentes doivent s'établir dans les étages supérieurs. Il me semble même qu'on peut imaginer que cette ascension a été, pour certains, poussée jusqu'à la surface. On sait que les fortes pluies font remonter les Hypogés et que dans les régions karstiques on peut trouver des Cavernicoles sous les pierres des lapiaz, à la suite de fortes crues. Et n'est-il pas plus logique de penser que bien souvent les superficiels à caractères cavernicoles sont d'anciens habitants de cavernes retournés à la surface à la suite d'une période humide, que des Animaux moustériens n'ayant pas suivi leurs frères dans les cavernes lors de l'établissement d'un régime sec, comme le veut PEYERIMHOFF (1906) ? Je me hâte d'ajouter que seule l'histoire complète de chacun de ces êtres pourra nous renseigner à ce sujet.

Une autre cause de bouleversement du domaine souterrain est la transgression marine. On connaît sa fréquence et l'ampleur de ses effets dans l'histoire de la terre. Ces effets furent certainement funestes à toute la population souterraine, sauf peut-être à quelques formes aquatiques qui ont pu s'accommoder de l'eau salée. L'émersion continentale a été, par contre, favorable au développement des Cavernicoles terrestres, mais souvent funeste aux aquatiques, par rupture de l'équilibre du niveau hydrostatique et l'assèchement des niveaux d'eau qui en résulte. On conçoit donc qu'une région soumise à des transgressions et émersions successives, et l'on en connaît de semblables, ait pu avoir plusieurs faunes et flores cavernicoles successives distinctes.

Outre ces causes générales, qui agissent sur de vastes régions, il existe des causes à effets moins étendus qui peuvent faire disparaître plus ou moins complètement des portions du domaine souterrain.

Les mouvements orogéniques écrasent et laminent les massifs calcaires, ce qui peut produire la disparition des grandes cavités, et le vidage des bassins aquifères. Il est vrai que ces mêmes mouvements peuvent être favorables par la production de fentes et l'établissement de bassins aquifères qui n'existaient pas auparavant.

L'action incessante de l'érosion et de la corrosion a pour résultat final l'effondrement du plafond des cavernes et la transformation de galeries souterraines en vallées à ciel ouvert ou cañons.

L'abrasion complète d'un massif montagneux par le fait des agents atmosphériques est chose commune dans l'histoire de la terre. D'immenses nappes calcaires ont été ainsi enlevées qui n'ont laissé comme témoin de leur puissance passée que de faibles lambeaux isolés.

Enfin il faut mentionner le colmatage des fentes et des grottes, qui est une phase nécessaire dans l'histoire d'un massif calcaire. L'eau, pendant les périodes humides, creuse et déblaie, pendant

les périodes sèches elle comble au moyen de l'argile que la corrosion lui fournit en abondance.

Ces causes locales, comme les générales, font disparaître les Cavernicoles plus ou moins complètement.

Mais la disparition des Cavernicoles d'une région ne signifie pas toujours leur destruction complète et absolue. Les événements énumérés ne sont pas des cataclysmes au vrai sens du mot ; ils demandent le plus souvent un temps très long pour s'accomplir. La variation climatérique, les mouvements orogéniques, les abrasions, etc., s'effectuent pendant un laps de temps bien plus considérable qu'il n'en faut à l'organisme vivant pour gagner, de proche en proche, des lieux plus favorables, ou pour s'adapter à de nouvelles conditions. Donc, bien souvent le résultat de la destruction d'une partie du domaine souterrain sera non point la destruction de la population cavernicole, mais l'émigration ou la transformation de cette dernière.

J'ai déjà mentionné des migrations possibles dans la masse des massifs calcaires ; on peut en concevoir d'autres effectuées d'un massif, et d'un niveau d'eau, à l'autre. Ainsi, il se peut que les périodes glacières aient provoqué une migration des sommets vers les vallées, et du centre de glaciation vers les régions indemnes, donc, en général, des pôles vers l'équateur. Une destruction complète des Cavernicoles n'est, d'ailleurs, admissible que lorsqu'il existe une barrière infranchissable à leur migration. Et ce cas doit être rarement réalisé d'une façon absolue ! Pour arrêter la dispersion de formes aussi hétérogènes que la population souterraine, il faudrait le concours de nombreuses barrières dont la présence simultanée, et efficace, est difficile à concevoir, puisque ce qui est barrière pour une espèce peut être pont pour une autre.

Mais même en supposant que la retraite soit complètement coupée à tous les Cavernicoles, cela ne signifie point qu'ils ne pourront quelquefois perpétuer leur race, en se transformant et en s'adaptant à de nouvelles conditions d'existence. Le temps ne leur fera pas défaut, car on connaît la lenteur des phéno-

mènes, et nombreux sont ceux pour qui cette transformation n'est pas plus difficile à imaginer que celle qui les fit naître de leur souche lucicole.

Il ne peut y avoir d'objections de principe à l'hypothèse du retour possible des Cavernicoles vers leur habitat originel. Mais malheureusement, faute d'études dirigées dans ce sens, on ne peut pas citer des preuves formelles à son appui. Notons cependant quelques indices.

Comme exemple d'Epigé terrestre, à ascendants cavernicoles, on pourrait peut-être signaler quelques Coléoptères, par exemple certains *Anophthalmus*. *Titanethes alpicola* Heller, si réellement sa station normale est sous les pierres de la surface, est très probablement aussi de souche cavernicole.

On a un peu plus de certitudes de l'existence d'Animaux d'eau douce à souche cavernicole ; FOREL (1901, p. 215) considère avec raison, me semble-t-il, certains *Niphargus* et *Asellus*, aveugles et abyssaux, comme étant les descendants de formes ayant habité les niveaux d'eau. Mais dans ce cas, le milieu abyssal lacustre et le cavernicole sont si semblables qu'on peut difficilement parler d'adaptation.

Je ne possède pas même des indices pour l'adaptation d'un Cavernicole, bien entendu aquatique, au milieu marin. Et pourtant, étant données les communications existant entre la mer et les eaux souterraines, pourquoi pareille adaptation serait-elle impossible, puisque la migration inverse s'est certainement effectuée ? Pourquoi certains Abyssaux marins à caractères de troglobies, et qui ne sont pas fouisseurs, ne seraient-ils pas des descendants de Cavernicoles ? Il me semble que pareille possibilité peut être admise.

FUCHS (1894) admet comme possible la migration inverse, des abîmes vers les grottes, idée qui ne me paraît pas justifiée. Il déclare soutenir depuis longtemps que la faune abyssale est plutôt une faune obscuricole qu'une faune froide, et qu'elle est née surtout à la suite d'une adaptation à l'obscurité, plutôt qu'à la suite d'une adaptation à une basse température. Si l'idée

est exacte, il faut que les grottes marines soient peuplées de formes abyssales et non littorales. Et il cite des exemples qui lui paraissent prouver qu'il en est bien ainsi.

J'ai dit autre part (v. p. 434) qu'il est possible qu'un certain nombre de formes abyssales, plus ou moins aveugles, soient les descendants de formes lucifuges littorales, mais il est certainement faux que toute la faune abyssale, ou même que la majeure partie de cette faune soit d'origine lucifuge. On a vu qu'au contraire toutes les formes à yeux hypertrophiés doivent avoir eu des ascendants photophiles. La condition d'existence importante pour la faune abyssale est la température basse ; cela n'est pas douteux, puisque cette faune suit fidèlement les couches froides, quel que soit leur éclairement ; on sait qu'elle monte dans les régions polaires jusque dans la zone littorale et sublittorale.

Les exemples que cite Fuchs à l'appui de son idée me semblent mal interprétés.

a). Keller aurait trouvé dans les cavernes des récifs coralliens de la mer Rouge, des Coraux et des Eponges qui, d'ordinaire, vivent à vingt et trente brasses.

Il s'agit donc de faune sublittorale et non abyssale ; moi-même j'ai constaté que, quelquefois, dans les grottes marines, la faune sublittorale remonte plus haut qu'en dehors de ces abris et remplace en partie la littorale. Mais je m'explique cela d'une toute autre manière.

Beaucoup de formes littorales ne peuvent pas vivre dans ces grottes parce que la lumière leur est nécessaire. Beaucoup de formes sublittorales peuvent y vivre parce que, d'une part, elles n'ont pas besoin de lumière et qu'elles trouvent la place libre et, d'autre part, parce qu'elles sont soustraites, comme dans leur milieu naturel, aux variations considérables de température produites par l'insolation directe. J'ai constaté aussi que les grottes à faune sublittorale étaient en même temps des grottes à eaux calmes ; il faut donc faire intervenir un autre facteur : les mouvements de l'eau. Beaucoup de sublittoraux montent

aussi dans la zone littorale quand ils trouvent une anse complètement abritée, où les vagues ne se font jamais sentir.

b.) *Munidopsis* genre abyssal (100 - 2.000 brasses) n'a qu'un représentant littoral, le *M. polymorpha* Simon et Koelbel, qui habite une grotte marine de Lanzarote (Canaries).

Il est exact que *Munidopsis* est un genre abyssal ; cependant on connaît *M. Tanneri* Faxon, de 85 brasses, et *M. polita* S. I. Smith, de 79 brasses, ce dernier habitant l'Atlantique ; il n'est donc pas certain *a priori* que *M. polymorpha* descende d'une forme abyssale. D'autre part, il paraît que la Cueva de los Verdos, où on le trouve, est faiblement éclairée par un trou du plafond ; ce n'est donc pas l'obscurité complète qui a attiré cet animal dans la grotte.

Calman (1904) dit qu'on n'a pas trouvé d'autre animal ou végétal dans le lac souterrain où habite *M. polymorpha ;* pourtant ce Crustacé doit se nourrir ? On voit que l'éthologie de *M. polymorpha* est trop peu connue pour que son cas puisse servir à échafauder une théorie générale comme celle de Fuchs.

c). Enfin *Lucifuga dentata,* Poisson aveugle de Cuba, qui habite des grottes communiquant avec la mer, appartient à une famille qui est mieux représentée dans les abîmes que dans la zone littorale ; il montre une ressemblance notable avec *Aphyonus gelatinosus,* qui vit à 1.400 brasses.

L'histoire de *Lucifuga* n'est pas bien connue, et ses rapports avec les autres genres ne sont pas encore très clairs. Les études récentes ont montré que le groupe des Zoarcidés, où on le place, est dérivé des Blenniidés, Poissons largement représentés dans la zone littorale, ou sublittorale, comme beaucoup de Zoarcidés d'ailleurs. Il est donc bien plus naturel de supposer, jusqu'à preuve contraire, que les formes cavernicoles sont issues des formes littorales. Que ces Poissons d'origine littorale, une fois devenus cavernicoles, aient pu être contraints de s'adapter à nouveau au milieu marin et qu'ils aient pu faire souche d'espèces abyssales aveugles, je ne vois là rien d'impossible. Cela

expliquerait les affinités indéniables de *Lucifuga* et *Stygicola* avec les formes abyssales des Zoarcidés.

J'arrête ici l'exposé des questions qui doivent être étudiées et des problèmes qui doivent être résolus pour qu'on puisse établir la Biospéologie sur des bases scientifiques. Pour m'exprimer clairement, et pour être court, j'ai présenté la plupart de ces questions et problèmes comme s'ils avaient déjà été résolus. Il règne donc dans cette rapide enquête un ton affirmatif qui serait déplacé s'il n'était autre chose qu'un artifice pour faciliter mon exposé. Pour qu'on ne se méprenne pas sur mes intentions, je répète ici, en terminant, ce que j'ai dit en commençant :

Il n'est pas possible, en Biospéologie, de procéder actuellement par synthèse à cause de l'insuffisance des documents, observations et expériences. Le seul but des pages qu'on vient de lire est de classer les problèmes biospéologiques, de les poser tels qu'il me semble qu'ils doivent l'être, et non de les résoudre.

AUTEURS CITÉS

1902. ABSOLON (K.). Ueber die Apterygoten Insecten der Höhlen Europas mit besonderer Berücksichtigung der Höhlenfauna Mährens. (*Verh. 5e internat. Zool. Congr.*, Berlin, pp. 804-805.)

1905. BANTA (A. M.). The Fauna of Mayfield's cave. (*Science*, N. Y. Vol. XXI, pp. 853-854.)

1875. BEDEL (L.) et E. SIMON. Liste générale des Articulés cavernicoles d'Europe. (*Journ. de Zoologie publié par G. Gervais*, IV, 69 pp.)

1893. BOULANGER (G. A.). Blind Animals in caves. (*Nature*, Londres. Vol. XLVII, p. 608).

1897. CALL (R. E.). Some notes on the Flora and Fauna of Mammoth cave Ky. (*Amer. Naturalist*, XXXI, pp. 377-392, pl. X-XI.)

1904. CALMAN (W. T.). On *Munidopsis polymorpha* Koelbel a cave-dwelling marine Crustacea from the Canary Islands. (*Ann. Mag. Nat. Hist.*, 7e série, vol. XIV, pp. 213-218, 1 fig.)

1904. CARL (J.). Materialien zur Höhlenfauna der Krim. I Aufsatz. Neue Höhlen Crustaceen. (*Zool. Anz.* Bd. XXVIII, pp. 322-329, 11 fig.)

1895. CARPENTER (G. H.). Animals found in the Michelstown cave. (*The Irish Naturalist*, Dublin, IV, pp. 25-35, pl. 2.)

1894. CHILTON (C.). The subterranean Crustacea of New Zealand, with some géneral remark on the fauna of caves and wels. (*Tr. Linn. Soc. London*, VI, pt. 2., pp. 163-284, pl. 16-23.)

1893. CUNNINGHAM (J. T.). Blind Animals in caves. (*Nature*, Londres, vol. XLVII, pp. 439 et 537.)

1859. DARWIN (Ch.). L'origine des Espèces au moyen de la sélection naturelle ou la lutte pour l'existence dans la nature. (*Paris, C. Reinwald*, 1887, 604 pp.)

1904. DOLLFUS (A.). Sur un nouveau genre et une nouvelle espèce de Crustacé isopode fossile découvert à Bouzigue (Hérault). (*Feuille jeun. Natural* (4) Ann. 34, pp. 145-146, 3 fig.)

1905. DOLLFUS (A.) et A. VIRÉ. Sur quelques formes d'Isopodes appartenant à la faune souterraine d'Europe. (*Ann. Sc. Nat. Zool.* 8e sér., T. XX, 1904, pp. 365-412, pl. XIV-XV.)

1898. EIGENMANN (C. H.). The origin of cave Faunas. (*Proc. Indiana Ac. of Science*, Indianopolis, for 1897, pp. 229-230.)

1899. — The eyes of the blind vertebrates of North America. I. The eyes of he *Amblyopsidae*. (*Arch. f. Entwicklungsmechanik*, VIII, pp. 545-617.)

1900. — Some cases of saltatory variation. (*Proc. Amer. Ass. Adv. of Sc.*, New York, 49 meet., p. 207.)

1900 *a*. — A contribution to the Fauna of caves of Texas. (*Proc. Amer. Ass. Adw. of Sc.*, 49 meet, New York, pp. 228-230.)

1904. FERUGLIO (G.). Lo *Spelaeosphaeroma julium*, nuevo Crustaceo isopodo cavernicolo. (*Mondo Soterraneo*, Anno I, pl. 8-12, 25-29, fig.)

1901. FOREL (F. A.). Handbuck der Seenkunde. (*Bibl. goegr. Handbucher*, Stuttgart, 249 pp.)

1873. FRIES (S.). Die Falkensteiner Höhle, ihre Fauna und Flora. Ein Beitrag zur Erforschung der Höhlen in Schwäbischen Jura mit besonderer Berücksichtigung ihrer lebenden Fauna. (*Jahreshefte des Ver. f. Vaterl. Naturk. Wurtenberg*, Stuttgart, 29 Jahrg., pp. 86-163.)

1894. FUCHS (Th.). Ueber Tiefseetiere in Höhlen. (*Ann. K. K. Naturh. Hofmuseum*, Wien, IX, Notizen, pp. 54-55.)

1903. GAL (J.). *Niphargus* et *Cæcosphaeroma*. Observations physiologiques. (*Bull. Soc. Et. Scient.*, Nîmes, pp. 48-51.)

1892. GARMAN (H.). The origin of the cave Fauna of Kentucky with description of a new blind Beetle. (*Science*, N. York, XX, pp. 240-241.)

1896. HAMANN (O.). Europäische Höhlenfauna. Eine Darstellung der in den Höhlen Europas lebenden Tierwelt mit besonderer Berücksichtigung der Höhlenfauna Krains. (*Jena, H. Cortenoble*, 296 pp., 5 pl.)

1902. HAY (W. P.). Observations of the Crustaceen fauna of the region about Mammoth cave, Kentucky. (*Proc. U. S. Nat. Mus.*, XXV, pp. 223-236.)

1882. JOSEPH (G.). Erfahrungen in wissenschaftlichen sammeln und beobachten der den Krainer Tropfsteingrotten eigenen Arthropoden. (*Berlin, Nicolaï*, 104 pp.)

1906. KNEBEL (W. von). Höhlenkunde mit Berücksichtigung der Karstphänomene. (*Die Wissenschaft*, Heft 15, *Braunschweig, Vieweg*, 222 pp., 42 fig.)

1894. KRAUS (F.). Höhlenkunde. (*Wien, Gerold*, 308 pp. 161 fig.)

1893. LANKESTER (E. REY). Blind Animals in caves. (*Nature*, Londres, Vol. XLVII, pp. 389 et 486.)

1896. LENDENFELD (R. von). Neuere Arbeiten über die Tiere der Finsterniss. (*Zool. Centralblt.*, III, pp. 789-801, 821-827.)

1906. MAHEU (J.). Contribution à l'étude de la flore souterraine de France. (*Thèse-Paris*, 189 pp., 35 fig. et *Ann. Sc. Nat., Botanique*, 9e série.)

1894. MARTEL (E. A.). Les Abîmes, explorations de 1888 à 1893. (*Paris, Delagrave*, 580 pp., 320 fig.)

1900. — La Spéléologie. (*Scientia, Biologie*, n° 8, *Paris, Naud*, 126 pp.)

1903. — Universalité et ancienneté des phénomènes caverneux du Calcaire. (*C. R. Ass. Fr. Av. Sc.*, 31e session, 2e partie, pp. 1144-1147.)

1906. — et E. VAN DEN BROECK. Sur les Abannets de Nismes (Belgique). (*C. R. Ac. Sc. Paris*, T. CXLII, pp. 116-117.)

1899. MONTESSUS (E. B. DE). Le Monde des houillères. Variété remarquable de Souris commune : *Mus musculus* var. *subterraneus*. (*Bull. Soc. d'hist. nat. d'Autun*. Vol. XII, 2e partie, pp. 211-215.)

1902. ORTMANN (A. E.) The geographical distribution of freshwater Decapods and its bearing upon ancient geography (*Proc. Amer. Phil. Soc. Philadelphia*. Vol. XLI, pp. 267-400. 8 fig.)

1889. PACKARD (A. S.). The cave fauna of North America, with remarks on the Anatomy of the brain and origin of the blind species. (*Mem. Nat. Acad. of Science, Washington*, V, 156 pp., 27 pl., fig.)

1894. — On the origin of the subterranean fauna of North America. (*American Naturalist*, XXVIII, p. 726.)

1906. PEYERIMHOFF (P. DE). Considérations sur les origines de la faune souter e. (*Ann. Soc. Ent. France*. Vol. LXXV, pp. 223-233.)

1872. PIOCHARD DE LA BRÛLERIE (C.). Notes pour servir à l'histoire des Coléoptères cavernicoles (*Ann. Soc. Entom. France*, 5e série, II, p. 443-472.)

1905. RACOVITZA (E. G.). *Typhlocirolana Moraguesi* n. g., n. sp. Isopode aquatique cavernicole des grottes du Drach (Baléares). (*Bull. Soc. Zool., France*, T. XXX, pp. 72-80.)

1902. RATZEL (F.). Die Erde und das Leben. (*Leipzig, Bibliographischen Institut*, Bd. II, 702 pp., 23 pl., 12 c.)

1854. SCHINER (J. R.). Fauna der Adelsberger-Lueger-und Magdalenen-Grotte In : A. SCHMIDL. Die Grotten und Höhlen von Adelsberg, Lueg, Planina und Loos, pp. 231-272. (*Wien, Braunmüller*, 316 pp., Atlas 15 pl.)

1849. SCHIÖDTE (J. C.). Specimen faunae subterraneae. Bidrag til den underjordiske Fauna. (*Copenhague, Luno*, 39 pl., 4 pl. Extr. de *K. Danske Vidensk. Selsk. Skr.*, 5 *Raekke, Nat. Math. Afd.*, 2 Bind.)

1880. SEMPER (K.). Die Natürlichen Existenzbedingungen der Thiere. (*Intern. Wiss. Bibl.*, Bd. XXXIX, 299 pp., et XL, 296 pp., *Leipzig, Brockhaus.*)

1872. SIMON (E.). Notice sur les Arachnides cavernicoles et hypogés. (*Ann. Soc. Ent. Fr.*, 5e sér., II, pp. 215-244, pl. XII.)

1898. VERHOEFF (C. W.). Einige Worte über europäische Höhlenfauna. (*Zool. Anz.*, XXI, pp. 136-140.)

1900. — Ueber paläarktische Isopoden, II Aufsatz. (*Zool. Anz.*, XXIII, Bd., pp. 117-130.)

1899. VIRÉ (A.). Essai sur la faune obscuricole de France. Etude particulière de quelques formes zoologiques. (*Paris, Baillère et fils*, 157 pp.)

1901. — Les Sphaeromiens des cavernes et l'origine de la faune souterraine. (*C. R. Ass. Fr. Av. Sc.*, 29 sess., Paris, part. II. pp. 711-714.)

1904. Viré (A.). Sur quelques expériences effectuées au laboratoire des Catacombes du Museum d'histoire naturelle. (*C. R. Ac. Sc., Paris*, T. CXXXVIII, pp. 706-708.)

1904 *a*. — La biospéléologie. (*C. R. Acad. Sc., Paris*, T. CXXXIX, pp. 992-995.)

1896. Wasmann (M. E.). Die Myrmekophilen und Termitophilen. (*C. R. des séances du III*[e] *Congrès intern. de Zoologie*. Leyde, pp. 410-440.)



ARCHIVES DE ZOOLOGIE EXPÉRIMENTALE ET GÉNÉRALE
IVe Série, Tome VI, p. 489 à 536.
15 Mai 1907.

BIOSPÉOLOGICA

II (1)

ÉNUMÉRATION DES GROTTES VISITÉES

1904-1906

(1re SÉRIE)

PAR

R. JEANNEL ET E. G. RACOVITZA

Cette première série comprend 44 grottes de toutes les dimensions, situées, en France, dans les départements des Alpes-Maritimes, Hautes-Pyrénées, Basses-Pyrénées et Ariége, et en Espagne dans les provinces de Huesca, Alicante et îles Baléares.

Quelques mots d'explication préliminaire nous semblent nécessaires pour indiquer comment nous comptons faire la description des grottes et le but que nous poursuivons par cette description.

NOM DE LA GROTTE. — A défaut de nom inscrit sur les cartes officielles de la région, nom que nous adoptons toujours, quitte à faire les observations nécessaires s'il y a lieu, nous donnerons les noms que nous auront indiqués les gens du pays.

LOCALITÉ. — Pour les grottes bien connues dans le pays, ou marquées sur les cartes, nous nous contenterons d'indiquer la

(1) Voir pour le premier mémoire: *Archives de Zool. Exp. et Gén.*, 4e série, tome VI, p. 371.

commune et le département. Nous sommes moins avares de détails lorsqu'il s'agit d'une caverne peu connue.

ALTITUDE au-dessus du niveau de la mer. L'altitude est, le plus souvent, déterminée approximativement d'après les meilleures cartes de la région et dans ce cas nous ajoutons *env.* (environ) au chiffre des mètres. Quand ce mot manque, cela signifie que nous avons pu nous procurer l'altitude exacte, soit parce qu'elle existe sur les cartes, soit parce que nous avons pu la déterminer à l'aide du baromètre altimétrique, soit enfin parce que nous avons pu, sans trop de recherches, trouver les renseignements nécessaires dans les travaux des spéologistes. Dans ce dernier cas nous citons nos sources.

ROCHE. — Nous indiquons autant que possible l'âge en même temps que la nature de la roche dans laquelle est creusée la caverne, et cela d'après les cartes géologiques ou, en citant la source, d'après les travaux des auteurs compétents. Comme l'âge du terrain qui contient la grotte ne joue pas un rôle appréciable en biospéologie, nous avouons ne pas faire de grands efforts pour le connaître.

DATE de l'exploration, renseignement qui peut être très nécessaire dans l'étude de l'éthologie des Cavernicoles.

MATÉRIAUX. — Nous donnons, pour le moment, simplement les noms de groupes des êtres cavernicoles recueillis, nous réservant de fournir plus tard, quand les spécialistes auront terminé leurs travaux, une liste spécifique des faunes et flores de chaque caverne.

NUMÉROS. — Les chiffres sont ceux des numéros inscrits sur les étiquettes qui identifient les échantillons soumis au spécialiste.

DESCRIPTION. — Une grotte dont il n'existe pas de plan orienté et coté ne peut pas être considérée comme suffisamment décrite. Nous sommes très convaincus de cette vérité. Mais pour lever un plan il faut du temps, et nous avons pensé qu'il valait mieux employer en totalité le nôtre à la recherche des Cavernicoles. L'un de nous a exposé, dans le premier mé-

moire de BIOSPÉOLOGICA, les raisons qui rendent actuellement l'étude « extensive » du domaine cavernicole plus utile que son étude « intensive ». Il importe plus de voir beaucoup de grottes que de voir beaucoup dans la même grotte. C'est cette idée qui guide nos recherches. Mais cela nous impose une vitesse de déplacement incompatible avec un levé soigné. Les descriptions que nous donnons plus bas sont donc destinées uniquement à atteindre les buts suivants :

a) Fournir une idée générale sur les grottes visitées, et donner des renseignements sommaires sur les conditions d'existence offertes aux Cavernicoles qu'on y a recueillis.

b) Signaler aux spéologistes les particularités exceptionnelles et intéressantes, quand il s'en présente.

c) Permettre à ceux que la chose intéresse de dresser leur programme d'exploration avant de se rendre dans les régions que nous avons visitées. C'est dans ce but que nous avons compris dans notre énumération les grottes ne nous ayant pas fourni de matériel biologique, et que nous avons mentionné quelquefois les renseignements obtenus au cours de nos voyages sur des grottes que nous n'avons pas pu visiter.

Il va sans dire que ce qui précède ne signifie pas que nous nous abstiendrons systématiquement de faire des recherches très détaillées sur une grotte. Nous espérons même nous livrer, à l'occasion, à de semblables études. Comme certaines grottes d'accès facile pour nous seront visitées plusieurs fois — et le cas s'est déjà présenté — nous espérons arriver à les connaître suffisamment pour établir des monographies détaillées tant au point de vue physique que biologique. Mais il est inutile d'exposer longuement des projets ; mieux vaut passer sans plus tarder à l'exposé des faits qui nous occupent ici.

1. Antre ou Grotte de Gargas.

Située près du hameau de Gargas, commune d'Aventignan, département des Hautes-Pyrénées, France. — ***Altitude*** de

520 mètres à l'entrée inférieure et 550 mètres à l'orifice supérieur (d'après REGNAULT et JAMMES) (1). — *Roche :* Calcaire crétacique inférieur (2). — *Date :* 30 et 31 juillet 1905.

Matériaux : Coléoptères, Diptères, Aptérygogéniens, Myriapodes, Aranéides, Opilionides, Pseudoscorpionides, Acariens, Isopodes, Gastéropodes, Oligochètes. — *Numéros :* 2, 3, 4, 5, 6, 7, 8, 9.

La grotte est formée par un long couloir plusieurs fois coudé, dont le sol présente une forte pente générale ascendante. On peut distinguer dans cette caverne deux régions très différentes.

Une région inférieure, humide et froide, formée par un vestibule en contre-bas de l'entrée, et par une belle galerie, très large, dont le sol, en pente ascendante, est formé de séries de gours, très peu profonds, qui indiquent qu'un écoulement lent des eaux eut lieu par cette galerie. Actuellement l'eau a complètement disparu, sauf dans deux minuscules bassins situés derrière un massif de stalactites.

Les parois sont couvertes d'un revêtement stalagmitique et quelques stalagmites hérissent le sol ; en plusieurs endroits il y a de faibles suintements d'eau. L'aspect général de cette partie de la grotte indique qu'elle a dû être creusée suivant un joint de stratification.

Au fond de la galerie le plafond s'abaisse et l'on pénètre, en suivant un couloir presque comblé par de l'argile déposée en bancs épais, dans la seconde partie de la grotte, la région supérieure, qui est plus sèche et beaucoup moins froide. Cette région paraît s'être formée le long d'une diaclase. Elle possède de nombreuses stalactites, un revêtement stalagmitique partiel, mais aussi beaucoup d'argile sur son plancher. La salle principale est habitée par les Chauves-souris, qui ont formé un dépôt assez

(1) F. REGNAULT ET L. JAMMES. Etudes sur les puits fossilifères des Grottes (Grottes de Tibiran, Hautes-Pyrénées) (*C. R. Ass. Fr. Av. Sciences*, 27e sess., Nantes, 1898, 2e partie pp. 549-555, 2 fig., 1899).

(2) F. REGNAULT. La grotte de Gargas. (*Revue de Comminges*, 1885, avril, 11 p., 3 pl.)

considérable de guano. Un couloir à sol fortement déclive permet de monter à l'orifice supérieur de la grotte.

La température dans le vestibule inférieur était de 10° C., l'eau des petites flaques d'eau avait 9°5 C. Dans le vestibule supérieur j'ai trouvé pour l'air 20° C. comme pour la température extérieure. L'air froid s'écoule par l'entrée inférieure et aspire l'air chaud par l'orifice supérieur, ce qui occasionne un courant d'air assez fort et un réchauffement anormal de la partie supérieure de la grotte.

La grotte est visitée par un très grand nombre de touristes. Son sol a été fouillé en plusieurs endroits et a fourni des restes de grands Mammifères quaternaires ainsi que les preuves du séjour de l'homme préhistorique.

Dans la partie basse de la grotte, sur les parois du vestibule et de la galerie, sont posés de nombreux Némocères (n° 4) et des Tinéides. Dans la galerie, sur du bois pourri, j'ai capturé des Collemboles, des *Campodea*, des Oligochètes et de petits Diptères (n° 3), quelques-uns venant d'éclore. Dans les petites flaques d'eau j'ai trouvé des Aselles (n° 9).

Tous les autres animaux proviennent de la région supérieure et surtout de la salle aux Chauves-souris; c'est sous les pierres ou les mottes d'argile recouvertes de guano que la récolte fut plus abondante. Les pièges ont attiré un *Aphaenops* et de très nombreux Diplopodes (n° 7) jaunes rosés avec une série de points rouges foncés de chaque côté du corps (*Typhloblaniulus ?*)

RACOVITZA.

2. Grotte de Tibiran.

Située près de la grotte de Gargas dans le même massif, mais sur le territoire de la commune de Tibiran, Hautes-Pyrénées, France. — *Altitude* d'environ 475 mètres (d'après REGNAULT et JAMMES, 1899). — *Roche :* Calcaire crétacique inférieur (REGNAULT). — *Date :* 31 juillet et 1 août 1905.

Matériaux : Diptères, Coléoptères, Aptérygogéniens, Myria-

podes, Aranéides, Pseudoscorpionides, Acariens, Mollusques. — *Numéros* : 10, 11, 12, 13.

La grotte est formée par une grande salle circulaire très haute et par plusieurs boyaux divergents. Deux puits assez profonds creusés dans le plancher de la grande salle n'ont pas été visités.

Il n'y a pas de mares ou flaques d'eau, mais un ruissellement assez abondant s'observe sur quelques parois et en de nombreux endroits l'eau s'égoutte. Beaucoup de stalactites, quelques-unes très blanches, et de grandes surfaces couvertes de revêtement stalagmitique. Le sol est en grande partie formé par de l'argile en couches épaisses. Je n'ai pas constaté la présence de guano de Chauves-souris.

La grotte n'est pas visitée actuellement par les touristes. Elle a été fouillée et a fourni les restes d'une faune quaternaire semblable à celle de Gargas.

De nombreux Diptères non cavernicoles couvrent les parois de la grande salle ; sont surtout très nombreux les Némocères (n° 4) signalés à Gargas.

Les autres animaux capturés furent trouvés sous les pierres. Les pièges ont attiré de nombreux Diplopodes et quelques Collemboles. Dans un des couloirs latéraux, dans la partie la plus éloignée de l'entrée, un Hélicide rampait sur une stalagmite en compagnie de Diplopodes.

RACOVITZA.

3. Grotte de l'Ours.

Située sur la rive droite de la Neste, en face Lortet, département des Hautes-Pyrénées, France. — *Altitude* : 550 mètres env. (à Lortet). — *Roche* : Calcaire crétacique inférieur. — *Date* : 2 août 1905.

Matériaux : Diptères, Coléoptères, Myriapodes, Aranéides. — *Numéros* : 15, 16.

Cette grotte s'ouvre dans un massif calcaire qui forme falaise du côté de la berge de la Neste. Plusieurs orifices produits par l'éboulement de la falaise la signalent. Un couloir étroit et bas, d'une vingtaine de mètres, à parois sèches et à sol couvert d'un dépôt crayeux et friable, aboutit à un trou étroit qui conduit dans une galerie humide, de mêmes dimensions, avec quelques stalactites et quelques massifs stalagmitiques. Les parois sont couvertes d'un revêtement stalagmitique à cristaux brillants; par place il y a des concrétions en forme de mousses. Un passage que je n'ai pas exploré irait très loin, au dire des traditions locales.

La grotte est habitée par les Chauves-souris, mais il y a peu de guano.

Dans le couloir sec, nombreuses Tinéides, Némocères (nº 1), Culicides et Araignées.

Dans la partie profonde et humide ces animaux ont pénétré aussi, mais en petit nombre.

Près de cette grotte s'ouvre un couloir montant, à pente très forte, qui aboutit à un petit dôme. Tout le sol est envahi par l'argile.

C'est probablement le canal d'évacuation des eaux absorbées par un aven situé sur le plateau.

RACOVITZA.

4. Grotte du Cochon.

Située près de la précédente, à Lortet, Hautes-Pyrénées, France. — *Altitude :* 550 mètres env. (à Lortet). — *Roche :* Calcaire crétacique inférieur. — *Date :* 2 août 1905.

Matériaux : Hyménoptères, Myriapodes, Aranéides. — *Numéros :* 17, 19 *bis*.

C'est une faille qui a donné naissance à cette caverne, qui a la forme d'une fente étroite et haute, d'une quinzaine de mètres

de longueur. Quelques stalactites ; les parois sont couvertes, dans le fond, d'un revêtement stalagmitique; le sol est argileux. L'humidité est assez grande. Pas de guano de Chauves-souris.

Les Tinéides, les Némocères et les Culicides se tiennent sur les parois en quantité prodigieuse. Très nombreux aussi sont les *Lithobius* (nº 17) et les Diplopodes (nº 17) ; des Aranéides tissent leurs toiles de tous les côtés.

Sous une plaque d'enduit stalagmitique, formant un abri sur la paroi, j'ai trouvé une cinquantaine de grands Hyménoptères réunis en un amas compact. La lumière de la bougie les fit remuer, mais au lieu de s'envoler, ils se laissaient tomber à terre.

RACOVITZA.

5. Grotte fortifiée.

Située dans la même falaise que la précédente, mais à un niveau supérieur. Lortet, Hautes-Pyrénées, France. — *Altitude :* 550 mètres env. (à Lortet). — *Roche :* Calcaire crétacique inférieur. — *Date :* 2 août 1905.

Cette grotte présente un intérêt archéologique par les grands travaux qui furent exécutés pour la rendre habitable. Mais comme la lumière pénètre partout, elle n'est pas intéressante à notre point de vue. Elle est formée par un ensemble d'excavations peu profondes. Dans l'une d'elles, un couloir fort court, envahi par l'argile, se termine par un petit dôme ; une petite source tombe du dôme dans une vasque naturelle.

RACOVITZA.

6. Grotte de la Neste.

Située comme les trois précédentes dans la même falaise, à Lortet, Hautes-Pyrénées, France. — *Altitude :* 550 mètres env. — *Roche :* Calcaire crétacique inférieur. — *Date :* 2 août 1905.

Matériaux : Isopodes. — *Numéro :* 18.

C'est une grande excavation située au pied de la falaise, à quelques mètres au-dessus du niveau de la Neste. Plusieurs ouvertures y donnent accès. L'humidité est très forte, l'eau ruisselle en bien des endroits ; les stalactites sont nombreuses et le revêtement stalagmitique abondant. La lumière pénètre jusqu'au fond.

RACOVITZA.

7. Grande Grotte de Labastide.

Située près de Labastide, sur la rive droite du ruisseau l'Aspugue, Hautes-Pyrénées, France. — *Altitude* de Labastide : 524 mètres; la grotte est située plus haut. — *Roche :* Calcaire crétacique inférieur. — *Date :* 3 août 1905.

Matériaux : Diptères, Myriapodes, Mollusques. — *Numéro :* 18.

La grotte est située à mi-hauteur d'une grande falaise calcaire au sud-ouest du village de Labastide. Au fond d'une fosse circulaire, que dessine d'un côté une forte pente d'éboulis et de l'autre une haute paroi à pic, l'entrée proprement dite s'ouvre au pied de la paroi rocheuse. C'est une voûte très surbaissée, de belles proportions, qui, après qu'on est descendu par une forte pente d'éboulis et de très gros blocs, donne accès dans une salle presque circulaire aux proportions grandioses. Le sol est formé par des éboulis et par de l'argile ; les suintements sont peu abondants et il n'existe pas de bassins ou flaques d'eau.

Deux grands massifs rocheux, limités par des parois à pic, occupent les deux côtés de l'entrée et montent jusqu'aux trois quarts de la hauteur de la salle. Il paraît qu'en escaladant la falaise qui se trouve à droite de l'entrée, on parvient sur une sorte de plateau où commence un couloir si étendu que deux heures d'exploration n'ont pas permis d'en voir la fin. J'ignore si ces racontages reposent sur quelque chose de sérieux, car le temps ne m'a pas permis de gravir le massif rocheux en question.

La lumière pénètre dans la grande salle presque jusqu'au fond. A l'entrée de la grotte se forme un brouillard assez épais dans la zone de contact de l'air froid de la grotte avec l'air chaud du dehors. Ce phénomène doit être assez rare, car je ne l'ai point observé ailleurs.

Les animaux sont très peu nombreux dans cette cavité; les Némocères et Tinéides trogloxènes eux-mêmes, mentionnés dans les grottes précédentes, paraissent manquer.

RACOVITZA.

8. Petite Grotte de Labastide.

Située dans le même massif et non loin (à 10 minutes) de la précédente, à Labastide, Hautes-Pyrénées, France. — *Altitude* de Labastide : 524 mètres ; la grotte est à peu près au même niveau que la précédente, mais plus haut que le village. — *Roche :* Calcaire crétacique inférieur. — *Date :* 3 août 1905.

Matériaux : Coléoptères, Aptérygogéniens. Myriapodes. — *Numéros :* 20, 21.

Pour entrer dans cette grotte, il faut passer sous des ponts rocheux, restes de l'ancien vestibule effondré, et se glisser par une fente étroite. On dévalle une forte pente argileuse et l'on se trouve dans une très belle salle oblongue où le travail de l'eau d'infiltration est fort actif. Tout un côté de la salle est recouvert de revêtement stalagmitique. Stalactites nombreuses et beaux massifs de stalagmites, quelques-uns très blancs. Sur le plancher formant une pente légère, sont de nombreux gours pleins d'eau, ayant jusqu'à 25 centimètres de profondeur et souvent plus d'un mètre de longueur. L'eau ruisselle dans cette partie de la salle et tombe aussi du plafond, en s'écoulant en nappes vers la partie opposée qui est dépourvue de stalactites et possède un sol formé d'éboulis et d'argile.

Dans un coin de la salle une cheminée oblique et fort étroite laisse passer un faible courant d'air ; il est possible qu'on puisse arriver par là dans d'autres galeries.

Quelques Némocères (n° 4) furent vus près de l'entrée. Les autres animaux capturés sont de vrais troglobies. Les *Aphaenops* couraient à la surface des enduits stalagmitiques, leur station préférée.

Je signale aussi la grotte de l'Aspugue, qui est une goule absorbant le ruisseau de même nom ; l'ouverture en voûte surbaissée se trouve au pied de la falaise à égale distance des deux grottes que je viens de décrire. On prétend dans le pays que la résurgence de l'Aspugue a lieu de l'autre côté du massif calcaire, à Esparros. Des canards auraient accompli ce trajet souterrain.

Tout le massif de Labastide est donc fort intéressant et mérite une sérieuse exploration ; je le signale aux confrères qui disposeraient de plus de temps que je n'en ai eu moi-même. Je crois que leur peine sera récompensée par de belles découvertes.

RACOVITZA.

9. Petite Grotte du Tunnel de Camous.

Située dans le tunnel du chemin de fer, près Sarrancolin, Hautes-Pyrénées, France. — *Altitude :* 650 mètres env. — *Roche :* Calcaire crétacique inférieur. — *Date :* 4 août 1905.

Matériaux : Aptérygogéniens, Aranéides. — *Numéros :* 22, 26.

Découverte en creusant le tunnel ; était entièrement close de toutes parts. C'est une petite cavité de quelques mètres avec quelques stalactites et des parois en partie recouvertes par un revêtement stalagmitique. Deux petits gours contiennent encore un peu d'eau.

Les Araignées et les *Campodea* que nous y avons trouvés sont de simples troglophiles.

JEANNEL et RACOVITZA.



10. Grande Grotte du Tunnel de Camous.

Située dans le tunnel du chemin de fer, près Sarrancolin, Hautes-Pyrénées, France. — *Altitude :* 650 mètres env. — *Roche :* Calcaire crétacique inférieur. — *Date :* 5 et 6 août 1905.

Matériaux : Diptères, Aptérygogéniens, Myriapodes, Aranéides. — *Numéro :* 25.

Cette grotte a été découverte à l'occasion du creusement du tunnel ; elle n'avait aucune ouverture apparente. Elle a été aménagée par les soins de la Compagnie des chemins de fer et son entrée est fermée par une grille. Un couloir assez long conduit à un carrefour d'où partent deux galeries très humides.

La galerie de droite est presque horizontale ; dans son plafond, plusieurs cheminées étroites paraissent monter très haut et dans son plancher s'ouvrent trois puits, dont l'un est profond de 15 mètres et contient de l'eau. Les stalactites sont nombreuses et un revêtement stalagmitique recouvre partout une épaisse couche d'argile. Quelques petites flaques d'eau s'y rencontrent aussi.

La galerie de gauche descend rapidement vers le niveau de la rivière (la Neste). On y observe quelques formations stalactitiques près de l'entrée ; le fond est bouché par un fort banc d'argile. Ce dépôt, qui recouvre d'ailleurs toutes les parois et même le plafond, porte des traces récentes de l'action de l'eau. Quelques gours s'observent dans les parties hautes de la galerie.

Dans la galerie de droite la température de l'air était de 11°25 C. et celle de l'eau 10°. Dans la galerie de gauche la température de l'eau était de 9°8 C.

Il n'y a pas traces de Chauves-souris.

Près de l'entrée de cette grotte les Tinéides sont en quantité prodigieuse ; quelques Culicides s'y voient aussi.

La récolte a été maigre dans les deux galeries. Les pièges placés dans l'eau n'ont rien donné. Sur des morceaux de bois

quelques Collemboles et des larves de Diptères. De rares Araignées et Myriapodes ont été rencontrés sur les parois.

JEANNEL et RACOVITZA.

11. Grotte d'Ilhet.

Située dans la vallée de la Baricane, à 1 kil. d'Ilhet, commune de Sarrancolin, Hautes-Pyrénées, France. — *Altitude :* 700 mètres env. — *Roche :* Calcaire jurassique. — *Date :* 5 et 6 août 1905.

Matériaux : Coléoptères, Aptérygogéniens, Myriapodes, Aranéides, Pseudoscorpionides, Ixodes. — *Numéros :* 23, 24.

L'entrée de la grotte, difficile à trouver, se trouve au tiers de la hauteur du massif calcaire qui forme la rive gauche de la Baricane. Du vestibule étroit on passe par un couloir en forme de fente dans une petite salle entièrement encroûtée de stalactites. Une cheminée, dans laquelle on a de la peine à se glisser, mène sur la corniche d'un massif stalagmitique d'où il faut descendre avec une corde dans une salle oblongue, de forme très irrégulière. Des tranchées profondes et des puits s'ouvrent dans le plancher de cette salle. Toutes les parois sont recouvertes d'un revêtement stalagmitique ; les stalactites coniques ou en draperies et les colonnes abondent. Un des puits n'a que 4 mètres de profondeur et il aboutit à une cavité close ornée de magnifiques stalactites d'une blancheur et d'une finesse admirables. Sur ses parois on remarque quatre corniches, indiquant d'anciens niveaux d'eau, formées par de jolies concrétions.

L'argile et les éboulis manquent complètement. Quelques petites flaques d'eau existent dans les parties basses de la salle.

Cette grotte est due à une faille et la corrosion a joué un grand rôle dans sa formation.

La température était le 5 août : air : 8°8 C., et le 6 août : air : 8°5 C., eau : 8°.

Nous n'avons pas entièrement exploré cette grotte et bien des recoins restent à visiter.

Nous n'avons pas vu traces de Chauves-souris. Pourtant deux *Eschatocephalus* furent trouvés sur les parois. Les pièges n'ont rien donné. Les Araignées, les Collemboles, les Coléoptères proviennent du fond de la grotte. Les Myriapodes et les Pseudoscorpionides de l'entrée.

Plus haut dans la montagne, mais plus près d'Ilhet, s'ouvre une cavité qui n'a que quelques mètres de profondeur. A l'entrée, sous les feuilles sèches, un *Bathyscia* a été trouvé.

On nous a signalé aussi des grottes, dont l'une très vaste, paraît-il, à Fréchet-Aure, non loin d'Arreau, mais il a été impossible d'avoir des renseignements précis sur leur situation exacte.

JEANNEL et RACOVITZA.

12. Cueva de las Devotas.

Située vers le milieu du Paso de las Devotas, partido de Boltaña, provincia de Huesca, Espagne. — *Altitude :* 750 mètres env. — *Roche :* Calcaire crétacique supérieur. — *Date :* 13 août 1905.

Matériaux : Coléoptères, Myriapodes, Aranéides, Opilionides, Mollusques. — *Numéros :* 33, 34.

Cette grotte est formée par deux salles. La première, qui s'ouvre à l'extérieur par une ouverture ogivale, a environ 10 mètres de longueur sur 4 à 5 de largeur. Sur le plancher deux grands gours sans eau. Au fond, un éboulement ancien recouvert d'un revêtement stalagmitique et un rideau de stalactites forment une cloison derrière laquelle s'allonge une seconde salle d'une douzaine de mètres de longueur, sur 3 à 4 de large. Son sol est également occupé par des gours vides. Une des parois est nue, l'autre est couverte de stalactites. Cette salle se continue par une fente basse mais très étendue qui s'est formée suivant un joint.

La température au fond est très peu inférieure à celle de l'air extérieur.

Les Culicides sont très nombreux sur les parois ; quelques Tinéides et de nombreuses toiles d'Araignées pleines de Moustiques. Les Coléoptères (*Bathyscia*) sont nombreux et probablement attirés par les cadavres de Moustiques, car on ne voit pas d'autre source de nourriture.

JEANNEL et RACOVITZA.

13. Cueva del Molino.

Située sur la rive droite du Rio Aso, au-dessus du moulin de Sercué, sur le territoire de la commune de Vio, partido de Boltaña, provincia de Huesca, Espagne. — *Altitude :* 900 mètres env. — *Roche :* Calcaire crétacique supérieur. — *Date :* 17 août 1905.

Matériaux : Névroptères, Aptérygogéniens, Myriapodes, Palpigrades, Aranéides, Opilionides. — *Numéro :* 38.

L'entrée en voûte surbaissée conduit dans un vestibule grandiose ayant 35 mètres de large et 56 mètres de long sur une dizaine de mètres de haut. Au fond du vestibule, à droite de l'entrée, s'ouvre une galerie de 200 mètres de long sur 25 de large et 4 à 5 mètres de hauteur. Elle aboutit à une vaste salle oblongue d'une quinzaine de mètres de hauteur, qui possède une annexe presque aussi grande mais située à environ 5 mètres plus haut que le niveau de son plancher ; cette sorte de second étage, qui a pris naissance par un colossal éboulement, est tout à fait sec, et n'a jamais subi l'action de l'eau. Il n'y existe aucune sorte de concrétion, et les éboulis sont couverts d'une épaisse poussière argileuse due à l'action de l'air sur la roche. En trois endroits nous avons trouvé de grands amas coniques d'argile pulvérulente couleur marc de café.

Les autres parties de la grotte sont parcourues par un ruisseau

qui prend sa source apparente dans un coin de la salle du fond. Un magnifique massif stalagmitique, reposant sur une plage de galets et occupant le milieu de la salle, le force à contourner les parois au pied du second étage ; il coule ensuite au milieu de la galerie, se déverse dans le vestibule en nappe mince sur une surface couverte de gours très plats et reforme un lit étroit à la sortie de la grotte.

Dans la galerie il y a deux bancs puissants de galets roulés et le sol est couvert d'une épaisse couche d'argile dans laquelle le ruisseau s'est creusé un lit, de 2 mètres de largeur et 25 centimètres de profondeur, absolument rectiligne sur une grande partie de son étendue. Les berges sont plates et leurs bords droits comme tracés au cordeau. L'écoulement de l'eau est lent, car les différences de niveau sont insignifiantes dans le sol de la grotte. Comme les galets sont en partie recouverts d'un revêtement stalagmitique et que près de l'entrée existent des grands gours à un niveau élevé, il est certain que le débit du ruisseau a beaucoup diminué ; il devait occuper toute la largeur des galeries pendant les crues et c'est à ce moment que la couche argileuse a été déposée en masses épaisses. Les stalactites sont peu nombreuses, mais il existe de beaux massifs stalagmitiques dans la galerie.

Sont à noter deux particularités assez rares. Près de l'entrée de la galerie se voit une rangée de stalactites de forme conique, les unes blanches translucides alternant avec d'autres colorées en brun. D'autre part sur l'argile, au fond de cette galerie, se sont formées des stalagmites simplement fichées dans la masse meuble du sédiment. On les soulève sans effort de la petite cavité où repose leur base ; quelques-unes dépassent un mètre de hauteur et 20 centimètres de diamètre.

Les animaux habitent plus volontiers la salle sèche du fond que les galeries parcourues par le ruisseau. Un bel *Ischyropsalis*, plusieurs Glomérides, des Araignées et des Diplopodes (*Typhloblaniulus*) furent capturés dans la première. De rares Araignées et quelques Colembolles furent pris sous les galets du ruisseau.

Une Phrygane fut aussi capturée, mais nous n'en avons pas trouvé à l'état larvaire dans le ruisseau.

JEANNEL et RACOVITZA.

14. Cueva Llobrica.

Située sur la rive gauche du Rio Velos, dans le massif des Sestrales, commune de Vio (?), partido de Boltaña, provincia de Huesca, Espagne. — *Altitude :* 900 mètres env. — *Roche :* Calcaire crétacique supérieur. — *Date :* 18 août 1905.

Matériaux : Coléoptères, Aptérygogéniens, Myriapodes, Opilionides. — *Numéros :* 40, 41.

La grotte s'ouvre dans une falaise à pic, à une centaine de mètres au-dessus du niveau de la rivière, par une grande voûte ogivale d'une quinzaine de mètres de hauteur. Une galerie montante à direction S.-N. se coude en angle droit vers l'O. et aboutit à une salle moins élevée, dont le fond en pente descendante est rempli de blocs énormes éboulés. A droite un petit couloir à parois tapissées de revêtement stalagmitique est pourvu de quelques stalactites.

La longueur totale peut atteindre 100 mètres. Le sol des galeries et les roches éboulées sont couverts de poussière argileuse. Pas de stalactites et point d'eau dans la galerie principale.

Dans le petit couloir du fond les *Bathyscia* sont abondants. C'est de cette partie de la grotte que proviennent aussi presque tous les autres animaux capturés.

JEANNEL et RACOVITZA.

15. Cueva de los Moros.

Située sur la rive droite du Rio Xalle, vers le milieu de la gorge nommée Gloces, commune de Fanlo, partido de Boltaña, provincia de Huesca, Espagne. — *Altitude :* 1.300 mètres env. — *Roche :* Calcaire crétacique supérieur. — *Date :* 19 et 20 août 1905.

Matériaux : Diptères, Coléoptères, Aranéides, Ixodes. — *Numéros :* 43, 44.

Les gloces du Rio Xalle sont des gorges extrêmement étroites, et hautes d'une cinquantaine de mètres ; par endroits la largeur ne dépasse pas un mètre et souvent il est impossible de voir la rivière, car les deux parois ont des corniches alternantes dans le sens de la hauteur.

C'est dans la falaise de la rive droite que se trouve la grotte ; il faut descendre par une corniche puis monter un talus d'éboulis ; on arrive ainsi au pied d'une paroi dans laquelle sont percées deux ouvertures superposées de 4 à 5 mètres. L'ouverture inférieure permet d'atteindre une cheminée dont l'escalade conduit, au niveau de son ouverture supérieure, à l'entrée de la grotte. Celle-ci a environ 50 mètres de longueur ; une galerie montante N.-S., presque en ligne droite, tourne ensuite à angle droit vers l'E. et se termine par une cavité étroite. La forme de cette grotte est singulièrement régulière et la coupe de ses galeries est ogivale. Le plafond a 4 à 5 mètres de hauteur.

Le plancher est occupé par une énorme coulée stalagmitique formée par une pâte calcaire assez dure, dont la blancheur contraste avec la couleur noire des parois. Deux rochers percent comme des îlots noirs la masse blanche. Le dépôt stalagmitique rappelle par sa forme une coulée de lave.

Peu de stalactites ; quelques piliers stalagmitiques ; des gours vides sont parsemés sur le plancher.

La température de l'air était de 11°8 C. L'humidité était forte, mais nulle part on ne voyait de l'eau liquide.

Cette grotte est d'une « propreté » remarquable ; ni détritus ni pierres sur le sol. Cependant les Coléoptères cavernicoles ne manquaient pas, mais la plupart étaient morts et envahis par un Champignon. Près de l'entrée beaucoup de Némocères, de Culicides, de Tinéides et de Phryganes.

JEANNEL et RACOVITZA.

16. Cueva de abaho de los Glooes.

Située à 50 mètres de la précédente, à un niveau un peu inférieur, à 20 mètres au-dessus du niveau du Rio Xalle, commune de Fanlo, partido de Boltaña, provincia de Huesca, Espagne. — *Altitude :* 1.300 mètres env. — *Roche :* Calcaire crétacique supérieur. — *Date :* 19 et 20 août 1905.

Matériaux : Hyménoptères, Diptères, Coléoptères, Myriapodes, Aranéides, Isopodes. — *Numéro :* 45.

On entre par un couloir de 5 à 6 mètres de haut, parfaitement régulier, dont la coupe est ogivale, et dont le sol est couvert par des galets de rivière, qui disparaissent plus loin sous une coulée blanche stalagmitique pourvue de gours. Un détroit, occasionné par un massif de stalagmites, conduit dans un second couloir plus bas de plafond qui se termine par une cloison stalagmitique au pied de laquelle il y a un petit bassin d'eau. Cette première partie de la grotte mesure environ 66 mètres.

Un violent courant d'air se faisait sentir à l'orifice d'une cheminée très étroite et tortueuse creusée dans la cloison stalagmitique du fond du couloir. Nous avons fait agrandir ce passage qui nous a conduit dans une vaste salle dont le plancher était formé par une couche épaisse d'argile pourvue de fentes de retraits. Sur les parois il y avait quelques stalactites de couleur sombre, leur masse étant fortement mêlée d'argile. On pénètre ensuite dans un couloir étroit, mais d'une hauteur qui par endroits doit dépasser 30 mètres, et qui s'est formé sur le trajet d'une énorme faille. De formidables éboulis encombrent en deux endroits ce couloir dont la largeur dépasse rarement 3 mètres. Tout le sol et les parois jusqu'à une grande hauteur sont couverts d'argile qui a formé souvent de véritables stalactites ou des coulées stalagmitiques de couleur sombre. De place en place il existe des stalactites blanches de calcaire pur. Nous avons été arrêtés par un mince éperon rocheux ayant une fente

étroite de chaque côté. Il est possible qu'au moyen d'échelles on puisse aller plus loin.

La longueur de cette seconde partie de la grotte est d'environ 234 mètres. La différence de niveau est très faible entre l'entrée et le fond, et le tracé presque rectiligne.

La température de la première partie de la grotte était de 13°8 C. pour l'air et de 10° C. pour l'eau. Dans la seconde partie nous avons trouvé 10° C. pour l'air.

Dans la première partie de la grotte les Culicides sont nombreux ; les autres animaux capturés proviennent tous de cette partie. Dans la seconde nous n'avons trouvé qu'un Coléoptère (*Bathyscia*).

Au fond même du couloir terminal était un crâne de mouton. Nous avons d'ailleurs remarqué des traces de Renards (?) sur le sol argileux.

JEANNEL et RACOVITZA.

17. Cueva de los Paharitos.

Située dans la partie d'amont du Barranco de Pardina, gorge découpée dans le plateau nommé Plan de Tripals, commune de Fanlo, partido de Boltaña, provincia de Huesca, Espagne. — *Altitude :* 1.800 mètres env. — *Roche* : Calcaire crétacique supérieur. — *Date :* 21 août 1905.

Cette grotte, ouverte dans la falaise qui forme la rive gauche du Barranco, n'a qu'une dizaine de mètres de profondeur. L'entrée est majestueuse, le plafond formé par un joint de stratification est plat et repose sur deux murs verticaux. Au fond il y a un trou par lequel sort un violent courant d'air froid, ce qui indique que la grotte se continue au delà. D'une fente de la paroi sort une petite source; une autre source plus considérable, sortie d'une fente, forme une cascade de 5 à 6 mètres de hauteur non loin de la grotte.

Signalons ici un aven remarquable par sa forme régulièrement cylindrique et ses parois polies (serait-il produit par un moulin du glacier qui a dû recouvrir toute cette région ?) qui se trouve à 5 minutes de la Caseta del Plan de Tripals. Son diamètre est d'environ 3 mètres ; sa profondeur sondée donne 16,50 m.

JEANNEL et RACOVITZA.

18. Causse de la Peña Collarada.

Située sur le mont Collarada, Canfranc, partido de Jaca, provincia de Huesca, Espagne. — *Altitude :* 2.300 mètres env. — *Roche :* Calcaire crétacique supérieur. *Date :* 31 août 1905.
Matériaux : Coléoptères, Isopodes. — *Numéro :* 57.

L'énorme massif de la Peña Collarada est entièrement constitué par des bancs épais de calcaire crétacique et présente les phénomènes karstiques les mieux caractérisés : grottes, sources intermittentes, lapiaz, roches percées, avens, etc. L'étude géographique n'en est pas faite ; elle promet d'être fort intéressante.

Sur le versant sud du massif, un vaste plateau présente le phénomène du lapiaz sous ses formes les plus classiques. Fentes parallèles corrodées, crêtes tranchantes, cavités arrondies, trous de corrosion depuis le diamètre d'une pièce d'un sou jusqu'à celui de 30 à 40 centimètres.

De plus tout le plateau est parsemé de dépressions de forme le plus souvent circulaire et de diamètre variant entre 3 et 10 mètres. Nous en avons vu une dizaine, mais il y en a beaucoup plus, d'après les dires du guide. Des masses de neige, plus élevées au centre qu'à la périphérie, car le contact de la paroi provoque une fusion plus rapide, occupent le fond de ces dépressions.

Il est difficile de savoir si ce sont là des dolines d'effondrement ou des avens formés par corrosion. La neige empêche la vue du

fond, et ne permet pas de sonder leur profondeur vraie. L'un de nous est descendu dans une de ces dépressions dont l'orifice présentait une échancrure formée par une pente d'éboulis. Au pied de l'éboulis, qui avait 5 mètres de hauteur, apparaissait l'orifice proprement dit, qui était circulaire et en partie caché par la paroi à pic de la dépression. Cette ouverture laissait voir un puits à parois verticales et parfaitement lisses qui était comblé de neige à 5 mètres de profondeur. Cette dépression était donc bien un aven produit par l'action extérieure des eaux s'exerçant sur une fente préexistante. Une autre dépression formée manifestement sur le trajet d'une faille doit être interprétée de la même façon ; mais les dolines d'effondrement doivent certainement être représentées sur ce plateau.

Quoi qu'il en soit, il nous semble que ces dépressions ne doivent pas communiquer par des fissures larges avec les grottes et galeries qui doivent traverser la masse rocheuse sous-jacente. En effet, si ces communications existaient il se formerait des courants d'air qui ne permettraient pas à la neige de persister jusqu'à cette époque de l'année.

Il va sans dire qu'il n'existe ni ruisseau, ni source sur ce plateau ; toute la circulation se fait sous terre. Les bergers sont forcés, pour se procurer l'eau à boire, de détacher de gros blocs de neige, de les enfiler sur des bâtons et de les laisser fondre au soleil.

Sous les pierres qui entourent l'orifice des avens ou dolines, nous avons trouvé des Isopodes et des Coléoptères troglophiles.

JEANNEL et RACOVITZA.

19. Cueva de abaho del Collarada ou Cueva de las Guixas.

Située à la base de la Peña Collarada, sur la rive gauche du Rio Aragon, à 2 km. au nord de Villanua, partido de Jaca, provincia de Huesca, Espagne. — *Altitude :* 1.000 mètres env. — *Roche :* Calcaire crétacique supérieur. — *Date :* 30 août 1905.

Matériaux : Diptères, Siphonaptères, Coléoptères, Aptérygogéniens, Myriapodes, Aranéides, Opilionides, Acariens, Isopodes, Mollusques. — *Numéros :* 52, 53, 54, 55.

Cette grotte est citée dans le catalogue de Puig y Larraz (1) sous le nom de Cueva de las Guixas ; mais ce nom ne semble pas être connu des gens du pays, qui l'appellent Cueva de abaho del Collarada.

La grotte est un complexe de galeries formant trois étages et communiquant avec l'extérieur par autant d'orifices. Elles ont été creusées par un fort ruisseau souterrain qui actuellement coule à un niveau inférieur et sort par un quatrième orifice situé dans la berge même du rio Aragon. L'eau remplit en entier l'orifice de sortie, ce qui en défend l'accès. Il existe donc en réalité quatre étages de galeries.

La première ouverture au-dessus de la source donne d'une part dans une galerie descendante basse pleine d'énormes cailloux roulés et de galets, se terminant par une fente étroite remplie d'argile ; cette galerie est dirigée sans doute possible vers le courant souterrain et sert peut-être de trop plein pendant les crues. Une niche latérale assez profonde contient quelques concrétions.

D'autre part, de l'orifice part une galerie ascendante donnant accès dans un vestibule qui s'ouvre à l'extérieur par la seconde ouverture de la grotte ; cette dernière sert aussi d'amorce à un long couloir à sol couvert de graviers roulés qui aboutit à deux salles spacieuses remplies de concrétions et à parois recouvertes, en beaucoup d'endroits, d'un revêtement stalagmitique. Le sol est formé par de l'argile.

Au fond de la seconde salle, l'escalade d'une cheminée permet de monter à un étage supérieur formé par deux galeries. Celle de droite est humide, à parois couvertes de revêtement stalagmitique et à pente ascendante assez forte. Elle se ter-

(1) G. Puig y Larraz. Cavernas y simas de España. (*Bol. de la Comision del Mapa geologico de España*, tomo XXI, pp. 1-392, 1896.)

mine par une fente horizontale remplie d'argile ; plus bas sont des gours actuellement vides. Sur un des côtés se trouve une cloison stalagmitique qui ferme l'accès d'une autre galerie inexplorée; trois fentes étroites, par où sort un très violent courant d'air, laissent voir une vaste cavité qui paraît s'étendre très loin. La galerie de gauche est sèche, possède peu de concrétions et aboutit à la troisième ouverture de la grotte.

Nous n'avons rien trouvé dans la galerie de droite du troisième étage, mais celle de gauche était au contraire très peuplée. Le sol était couvert de détritus de toutes sortes, feuilles, brins de paille, poussière argileuse, guano de Chauves-souris; tout cela formait une couche d'humus où les troglophiles et les troglobies abondent. Chose curieuse : les Puces étaient très abondantes dans cet humus ; ce n'était pas le *Pulex irritans*, mais une espèce plus allongée et extraordinairement agile.

Dans les salles du second étage, nous avons trouvé des Isopodes nombreux et des *Lithobius*. Le premier étage ne nous a fourni que quelques Isopodes.

Les ossements de Mammifères sont très abondants dans l'argile qui forme le plancher des salles du second étage.

JEANNEL et RACOVITZA.

20. Cueva del Collarada de ariba.

Située dans le massif du Collarada, au-dessus de Canfranc, partido de Jaca, provincia de Huesca, Espagne. — *Altitude :* 1.500 mètres env. — *Roche :* Calcaire crétacique supérieur. — *Date :* 31 août 1905.

Au-dessus de Canfranc, à 5 ou 600 mètres au-dessus du niveau de la rivière, s'étend une longue falaise dont la base est creusée de plusieurs petites cavités. Dans la partie N. s'ouvre la Cueva del Collerada de ariba. L'entrée est située à mi-hauteur de la falaise. C'est une ouverture ogivale d'une quinzaine de mètres

de hauteur, donnant accès dans une salle très vaste et très haute, qui possède deux baies énormes regardant vers le rio Aragon.

Ce majestueux vestibule conduit dans une galerie basse, de quelques mètres de longueur.

En continuant à longer la falaise on rencontre deux autres grandes ouvertures qui sont cependant l'amorce de très courts couloirs sans intérêt.

JEANNEL et RACOVITZA.

21. Grotte du Pla à Barbe.

Située dans le massif qui forme la rive droite de la rivière Malugar, commune de Lees-Athas, Basses-Pyrénées, France. — *Altitude :* 800 mètres env. — *Roche :* Calcaire jurassique. — *Date :* 2 septembre 1905.

Matériaux : Myriapodes, Isopodes. — *Numéro :* 58.

L'entrée est très vaste et de forme carrée. Le plafond est formé par un joint de stratification reposant sur deux parois verticales ; la largeur est d'environ 25 mètres avec une hauteur presque égale. La galerie où l'on pénètre a une direction générale E.-O., et un plancher en pente ascendante très raide. Une énorme coulée d'argile molle très calcaire, de couleur blanche, recouvre tout le plancher de la grotte dont la longueur doit dépasser 200 mètres. L'eau s'écoule en nappes à la surface de l'argile, qui en est complètement imbibée et cette argile forme, en se déversant par dessus les bords rocheux à pic, des sortes de cascades de stalactites. Dans les parties planes s'étagent des gours de faibles dimensions. Au fond de la grotte pendent quelques stalactites blanches, friables, très peu humides, ayant parfois plus d'un mètre de longueur. La masse qui les forme a l'aspect d'une moisissure. Quelques parois sont couvertes aussi de cette sorte de « moisissure » calcaire.

N'ayant jamais eu l'occasion d'examiner ce qu'on nomme en Suisse « Mondmilch », nous ne pouvons pas assurer qu'il s'agit ici d'une formation identique. D'après MARTEL (p. 103) (1), le « Mondmilch » serait « une forme pâteuse du carbonate de chaux, qui paraît être simplement de la stalagmite tellement imbibée d'eau qu'elle n'a pas pu se solidifier ». Il nous a semblé que, dans la grotte du Pla à Barbe, les choses ont dû se passer différemment. La forme de la grotte, longue galerie presque droite, largement ouverte, et à plancher ascendant très fortement incliné, provoque la chute de l'air froid du fond vers l'entrée et un appel d'air extérieur de l'entrée vers le fond. Il se forme ainsi un courant d'air violent et sec dans les régions hautes. L'évaporation de l'eau doit être si rapide que le calcaire d'ailleurs très *impur* des infiltrations ne peut se déposer que sous forme de masse spongieuse et incomplètement cristallisée.

Au fond de la grotte nous n'avons trouvé qu'un Diplopode. Dans une petite annexe sèche de la galerie principale, quelques *Lithobius* et non loin de l'entrée, des Isopodes.

JEANNEL et RACOVITZA.

22. Grotte des Eaux-Chaudes.

Située sur la rive droite du gave d'Ossau, près Les Eaux-Chaudes, département des Basses-Pyrénées, France. — *Altitude :* 900 mètres env. — *Roche :* Calcaire crétacique supérieur. — *Date :* 4 septembre 1905.

Matériaux : Diptères, Aptérygogéniens, Opilionides. — *Numéro :* 61.

Cette grotte, aménagée pour les visiteurs sur une distance de 400 mètres environ, est parcourue par un fort torrent qui forme plusieurs cascades. Les concrétions sont rares dans la

(1) E.-A. MARTEL. *La Spéléologie ou Science des Cavernes.* (Collection Scientia, Biologie n° 8, Paris, Naud, 126 p., 1900.)

galerie, presque rectiligne, très haute, à plafond droit et à parois verticales. Il paraît qu'en escaladant la dernière cascade on peut parcourir encore des galeries sur une distance de 500 mètres. Le temps nous a manqué pour contrôler ces renseignements.

Les animaux recueillis ont été trouvés près de l'entrée, seul endroit où le terrain est sec.

JEANNEL et RACOVITZA.

23. Petite Grotte des Eaux-Chaudes.

Située un peu plus bas que la précédente, Les Eaux-Chaudes, Basses-Pyrénées, France. — *Altitude :* 900 mètres env. — *Roche :* Calcaire crétacique supérieur. — *Date :* 4 septembre 1906.

Matériaux : Isopodes. — *Numéro :* 61 *bis*.

Un ruisseau parcourt également cette grotte. Par une entrée basse on pénètre dans un couloir qui s'élargit sur un des côtés, pour former une petite salle à plancher très incliné. Le couloir paraît continuer fort loin, mais il nous a été impossible de le suivre, faute de moyens d'éclairage suffisants.

En face des grottes des Eaux-Chaudes, sur l'autre rive du Gave, il y a, paraît-il, une fente dans la falaise qui permet de voir une vaste salle occupée par un grand lac. Ce bassin souterrain doit capter toutes les précipitations atmosphériques qui tombent dans une vallée suspendue située au-dessus, car on ne voit aucun cours d'eau superficiel dans le thalweg de cette vallée. Une forte source, qui jaillit d'un trou de la falaise, plus bas que le niveau du lac, doit être l'émissaire de ce réservoir.

L'étude hydrologique de cette région n'a pas été faite.

JEANNEL et RACOVITZA.

24. Grotte de Malarode (rive droite).

Située sur la rive droite d'un ravin boisé, à une heure de marche d'Arudy, Basses-Pyrénées, France. — *Altitude :* 500 mè-



tres env. — *Roche :* Calcaire crétacique inférieur. — *Date :* 5 septembre 1905.

Matériaux : Isopodes, Oligochètes. — *Numéros :* 64, 67.

Un couloir d'une cinquantaine de mètres, encombré d'éboulis et assez haut de plafond, constitue cette grotte. Pas de concrétions. A gauche de l'entrée, petite salle humide à sol couvert d'argile.

Des Isopodes (*Porcellio*) furent capturés près de l'entrée et des Oligochètes vivaient dans l'argile, sous les pierres.

JEANNEL et RACOVITZA.

25. Grotte de Malarode (rive gauche).

Située en face de la précédente, commune d'Arudy, département des Basses-Pyrénées, France. — *Altitude :* 500 mètres env. — *Roche :* Calcaire crétacique inférieur. — *Date :* 5 septembre 1905.

Matériaux : Myriapodes. — *Numéro :* 65.

Cette grotte est beaucoup plus vaste que l'autre. L'entrée est basse et conduit dans un vestibule dont le milieu est occupé par un puits de 5 à 6 mètres de profondeur. Ensuite un couloir coudé mène, par des éboulis recouverts d'un manteau stalagmitique, dans une petite salle revêtue de concrétions et soutenue par de beaux piliers. Un passage étroit, entre deux colonnes, permet de descendre dans une grande salle d'une trentaine de mètres de hauteur. Le plancher et les parois de celle-ci sont entièrement recouverts de stalagmite, sauf quelques petits recoins où l'argile est à nu.

La richesse de cette grotte en concrétions de toutes sortes est remarquable ; plusieurs niches dans les parois ont de superbes stalactites. L'humidité est très grande, mais il n'y a pas de bassin d'eau.

Les seuls animaux que nous ayons rencontrés sont les *Typhloblaniulus* (Diplopodes).

JEANNEL et RACOVITZA.

26. Grotte d'Izeste ou d'Arudy.

Située à vingt minutes d'Arudy, département des Basses-Pyrénées, France. — *Altitude :* 500 mètres env. — *Roche :* Calcaire crétacique inférieur. — *Date :* 5 et 6 septembre 1905.

Matériaux : Diptères, Nyctéribies, Coléoptères, Aptérygogéniens, Myriapodes, Aranéides, Opilionides, Acariens, Isopodes, Mollusques, Oligochètes. — *Numéros :* 66, 68, 69, 70, 71, 72, 73, 74.

Cette grotte s'ouvre au flanc d'une colline par un vaste orifice en partie fermé par un mur romain (?) qui fut démoli, puis reconstruit par M. Piette pendant les recherches paléontologiques que ce savant a entreprises dans la grotte.

Un couloir coudé conduit dans une vaste galerie à parcours rectiligne dont la hauteur atteint certainement 30 mètres en certains endroits. Le sol est couvert d'éboulis, mais presque horizontal ; les parois sont en général verticales. Au fond un monticule formé par des éboulis recouverts de revêtement stalagmitique permet d'atteindre le plafond, orné de stalactites. Entre deux stalactites est un « trou à vent » par lequel on peut apercevoir une galerie encore inexplorée ayant de vastes proportions. Il n'y a pas de concrétions dans le reste de la grotte, ni de flaques d'eau, quoique les suintements ne manquent pas. Les parois sont sombres, le sol est noir, aussi est-il très difficile de s'éclairer convenablement. La longueur totale doit dépasser 300 mètres.

Cette grotte doit être habitée depuis fort longtemps par les Chauves-souris. Ces animaux sont accrochés au plafond par milliers. Leur guano couvre le sol et une partie des parois, et

souvent son épaisseur dépasse 30 à 40 centimètres. Une pluie continuelle d'excréments tombe du plafond.

La fiente fraîche, détrempée par l'eau qui s'égoutte des parois, est couverte de moisissure blanche ; le guano ancien a formé avec l'argile un terreau gras et noir.

Dès qu'on pénètre dans la grotte, on est assailli par des essaims de Diptères variés. Les autres animaux sont nombreux aussi, et il serait difficile de trouver une station épigée aussi peuplée que cette grotte.

La fiente fraîche grouille de larves de Diptères et de Coléoptères au point de paraître une masse vivante ; des Oligochètes par milliers leur tiennent compagnie, tandis qu'à la surface, les Coléoptères (*Lœmostenus, Bathyscia, Quedius*), Acariens, Collemboles, Myriapodes, et des myriades de Diptères de plusieurs espèces courent de tous les côtés. Les parois de cette grotte sont couvertes de Diptères ,de *Porcellio,* de *Lithobius.* Dans les fentes et encoignures, plusieurs espèces d'Aranéides tendent leurs toiles et font ample provision de Mouches.

De petits Hélicides rampent activement sur les pierres plus sèches. Les endroits couverts de vieux guano sont les stations favorites des *Campodea, Bathyscia* et Collemboles.

Dans toutes les parties de la grotte les animaux sont nombreux, mais là où la fiente des Chauves-souris tombe comme une manne, du plafond, c'est le grouillement intense des foules.

JEANNEL et RACOVITZA.

27. Grotte de Saint-Michel.

Située sous la chapelle Saint-Michel, à Arudy, département des Basses-Pyrénées, France. — *Altitude :* 400 mètres env. — *Roche :* Calcaire crétacique inférieur. — *Date :* 6 septembre 1905

L'entrée a la forme d'une voûte surbaissée. Un trou très étroit conduit dans une caverne basse, d'une quinzaine de mètres de

longueur totale. Le sol argileux est recouvert d'un revêtement stalagmitique. Des tranchées artificielles montrent que cette caverne a été fouillée. Aucun animal cavernicole n'y a été trouvé.

RACOVITZA.

28. Grotte de l'Oueil du Neez ou de Rébénacq.

Située au-dessus de la source du Neez, commune de Rébénacq, Basses-Pyrénées, France. — *Altitude :* 300 mètres env. — *Roche :* Calcaire crétacique moyen. — *Date :* 7 septembre 1905.

Matériaux : Diptères, Coléoptères, Aptérygogéniens, Myriapodes, Aranéides, Opilionides, Acariens, Amphipodes, Isopodes, Mollusques, Oligochètes. — *Numéros :* 76, 77, 78, 79, 80.

Le Neez prend sa source apparente au pied d'une petite falaise calcaire ; il a été démontré que cette source est, en réalité, la résurgence d'une dérivation souterraine du gave d'Ossau. A peu de distance de la sortie du Neez et à un niveau un peu supérieur se trouve une grotte sèche de plus de 100 mètres de longueur, par où, très certainement, le Neez devait primitivement s'écouler.

L'entrée est une vaste voûte surbaissée pourvue d'un mur maçonné dans lequel une porte a été ménagée. La grotte a la forme d'un couloir très long dont les parois et le plancher sont recouverts d'un épais revêtement stalagmitique. Les concrétions sont nombreuses et variées ; quelques gours, actuellement vides, existent sur le plancher. La galerie se prolonge par une fente horizontale basse dont le sol est formé d'argile et de couches de gravier de rivière. En creusant une tranchée dans ces dépôts, il serait possible d'arriver au cours souterrain du Neez, qui n'est pas abordable à son orifice de sortie.

De petites galeries qui se terminent en cul-de-sac, ou qui aboutissent à des fentes de la falaise, prolongent latéralement la galerie principale.

Les lits d'argile du fond contiennent beaucoup d'ossements

fossiles ; une mâchoire inférieure que nous avons rapportée comme échantillon, a été déterminée par M. le professeur Boule comme appartenant à l'Ours des cavernes.

Les Chauves-souris habitent cette grotte ; par endroits on trouve quelques petits dépôts de guano. La faune est riche et variée. Dans un creux, sur l'argile humide, nous avons trouvé un gros Amphipode (nº 78) parfaitement vivant ; cependant aucune flaque d'eau accessible à l'animal n'existait dans le voisinage. Sur les parois, dans une sorte de mince toile d'Araignée, se tenait une larve de Diptère (nº 79). Un *Bathyscia* a été recueilli sous une pierre.

JEANNEL et RACOVITZA

29. Cuevas del Drach.

Situées à Porto-Cristo, à 12 kilomètres de Manacor, Mallorca, îles Baléares, Espagne. — *Altitude :* 22 mètres. — Calcaire miocène supérieur. — *Dates :* 16 au 20 juillet 1904 et 26 avril 1905.

Matériaux : Diptères, Rhynchotes, Myriapodes, Aranéides, Amphipodes, Isopodes, Champignons. — *Numéros :* 81, 82, 83, 84, 85, 86, 87, 88, 89.

Les célèbres grottes du Dragon ont eu plusieurs historiographes et pourtant le sujet n'est pas complètement épuisé. Comme les études entreprises par M. Pruvot et par moi-même ne sont pas encore au point et que nous comptons les compléter, je me borne, pour le moment, à noter quelques faits ayant des rapports avec la faune, renvoyant pour le reste au beau travail de MARTEL (1), qui est aussi accompagné de la carte la plus complète qui ait été publiée. La longueur totale des galeries explorées atteint 2 kilomètres, et les conditions d'existence qu'offrent ces souterrains aux animaux sont très variées.

(1) E.-A. MARTEL. *Les Cavernes de Majorque* (Spelunca, tome V, nº 32 ; 32 pp., 8 pl., 1 c., 1903.)

Il existe en effet des parties entièrement tapissées de revêtement stalagmitique et de concrétions variées ; ces régions sont humides et les plus étendues de la grotte.

La Covadonga, par contre, est une partie sèche sans concrétions, à plafond très peu épais puisque les racines des Lentisques le traversent et pendent en longs faisceaux.

La salle des Chauves-souris, qui est à côté, est également sèche et possède quelques amas d'ancien guano, car les Chauves-souris ont abandonné presque complètement les grottes du Drach depuis qu'elles sont aménagées pour les touristes. Ce sont ces régions sèches qui sont les plus riches en animaux. C'est ici que j'ai recueilli les Aranéides, et un Fulgoride certainement troglobie, puisque j'ai capturé en même temps l'adulte et deux larves. Les petits Diptères (*Phora ?*) sont aussi très nombreux.

Les bassins aqueux sont aussi nombreux. Dans le lago Negro et le lago de las Delicias l'eau était douce à l'époque de notre visite. C'est dans ces lacs que furent capturés les Isopodes et Amphipodes. Le lago Miramar, par contre, était très légèrement saumâtre et aucun animal n'y fut capturé. Le guide de la grotte m'a dit avoir vu plusieurs fois des « Anguilles » dans le lago Negro.

Nous ne trouvâmes rien non plus dans les deux salles qui font suite au lago Miramar. Quelques petits Diptères furent vus sur le Dôme Moragues. Les animaux paraissent donc cantonnés dans les Cuevas negras, Cuevas blancas et la Cueva Louis-Salvator, sans dépasser dans cette dernière le lago Miramar, conclusion d'ailleurs toute provisoire car nos recherches n'ont pas été suffisamment prolongées.

La température de l'air et de l'eau variait un peu d'un lac à l'autre.

16 juillet. — Lago Negro : Température de l'air, 18°7 C. ; de l'eau, 18°7 C.

17 juillet. — Lago Negro : Température de l'air, 18°9 ; de l'eau, 18°7.

17 juillet. — Covadonga : Température de l'air, 21°1.

17 juillet. — Lago Delicias : Température de l'air, 19°5 ; de l'eau, 19°2.

19 juillet. — Lago Duchesse de Toscane : Température de l'eau, 19°8.

Ces températures sont très voisines de celles prises par Martel et Moragues, à des époques bien différentes de l'année ; elles démontrent que, contrairement à ce que l'on a prétendu, la variation de température est insignifiante dans les grottes du Drach, fait d'ailleurs général et qui se vérifie pour presque toutes les grottes.

RACOVITZA.

30. Grotte du Laura ou de l'Ermite.

Située dans un contrefort du mont Razet, dans la vallée du Careï, commune de Castillon, arrondissement de Sospel, Alpes-Maritimes, France. — *Altitude :* 800 mètres env. — *Roche :* Calcaire jurassique supérieur. — *Date :* 25 septembre 1905.

Matériaux : Diptères, Orthoptères, Aptérygogéniens, Myriapodes, Aranéides, Isopodes. — *Numéro :* 90

L'entrée de la grotte, bien visible de la grande route de Menton à Sospel, mais extrêmement difficile d'accès, est une vaste ouverture ogivale de 5 mètres de haut, fermée par un mur maçonné et percé d'une porte et d'une fenêtre. Des inscriptions latines et des traces de foyer montrent que la première salle, d'une superficie de 15 mètres carrés environ, a été habitée. Une étroite ouverture la fait communiquer avec une seconde salle obscure, située plus bas. Ses dimensions sont également très restreintes. Cette petite grotte est entièrement sèche et recouverte de concrétions stalagmitiques. Il est possible qu'un rideau de stalactite, peut-être peu épais, la sépare des galeries les plus profondes de la grotte d'Albarea, située au même niveau, sur le versant opposé du mont Razet. La grotte du Laura est fré-

quentée par les Chauves-souris, et les troglophiles y sont très nombreux. A noter la présence de *Dolichopoda.*

A quelques mètres seulement de l'entrée de la grotte, il y a, dans la falaise un simple abri sous roche. Plus bas encore vers la mer, mais dans un autre massif, s'ouvre une galerie d'où s'est écoulé un amas considérable de cailloux. Cette galerie, entièrement claire, serait très peu profonde ; le temps m'a manqué pour l'explorer.

JEANNEL.

31. Baume Granet ou Goule de Mougins.

Située à cinq minutes au sud du chef-lieu de la commune de Roquefort, département des Alpes-Maritimes, France. — *Altitude :* 300 mètres env. — *Roche :* Calcaire jurassique supérieur. — *Date :* 17 septempre 1905.

Matériaux : Diptères, Coléoptères, Aptérygogéniens, Myriapodes, Aranéides, Pseudoscorpionides, Acariens, Isopodes, Oligochètes. — *Numéro :* 91.

Cette grotte (1), très facilement accessible, absorbe par les temps d'orage un petit ruisseau qui se perd dans sa profondeur. Elle est entièrement éclairée par la lumière du jour et, lors de notre visite, elle n'était pas fréquentée par les Chauves-souris. Sa longueur totale est de 64 mètres. Au vestibule font suite deux salles ; dans celle de droite, en pente ascendante, profonde de 20 mètres environ, existe un fort encroûtement stalagmitique absolument sec. Dans la salle de gauche, au contraire, le sol est recouvert d'une belle couche d'argile, dans laquelle vient se perdre le ruisseau. C'est sous les pierres reposant sur cette argile détrempée que j'ai pris la plupart des Cavernicoles, dont la répartition dans la grotte était déjà parfaitement bien indi-

(1) J. GAVET. Essai sur la Spéléologie des Alpes-Maritimes. (*Ann. de la Soc. des Lettres des Alpes-Maritimes*, Nice, Malvano, 1901.)

quée par J. SAINTE-CLAIRE-DEVILLE (1). Dans la salle de droite je n'ai rencontré que des Aranéides.

JEANNEL.

32. Balme d'Arèna.

Située dans un contrefort du mont Cima, au-dessus de la vallée du Paillon de Tourrette, à une demi-heure du village d'Aspremont, commune d'Aspremont, département des Alpes-Maritimes, France. — *Altitude :* 650 mètres env. (d'après SAINTE-CLAIRE-DEVILLE). — *Roche :* Calcaire dolomitique du jurassique supérieur. — *Date :* 20 septembre 1905.

Matériaux : Diptères, Siphonaptères, Coléoptères, Aptérygogéniens, Aranéides. — *Numéro :* 92.

Cette grotte, une des plus vastes des Alpes-Maritimes, est constituée par un point d'absorption. La résurgence des eaux se ferait, dit-on, sur l'autre versant du mont Cima, dans la vallée du Var. La longueur totale praticable de l'excavation est de 150 mètres environ. Une rapide descente conduit dans un vestibule encombré de blocs détachés par le travail des eaux. Ensuite une salle, toujours déclive, limitée par une voûte élevée de 10 mètres environ, présente quelques belles stalactites, mais les concrétions y sont peu abondantes, et la paroi est la plupart du temps sèche et nue.

L'exploration méthodique des parties les plus basses m'a permis de constater qu'il n'existe pas, au fond de la grotte, de gouffre profond, inexploré, comme le prétend la *Semaine Niçoise* du 19 janvier 1901 (2). Les parties les plus humides, et particulièrement les roches de l'entrée, sont habitées par de très nombreux Coléoptères aveugles. Les autres animaux proviennent des régions les plus inférieures, surtout de celles encroûtées de stalagmite.

JEANNEL.

(1) J. SAINTE-CLAIRE-DEVILLE. Exploration entomologique des grottes des Alpes-Maritimes (*Ann. Soc. ent. de France*, tome LXXI, pp. 695-709, 1902.)

(2) E.-A. MARTEL. La Spéléologie au XXe siècle. (*Spelunca*, tome VI, p. 151.)

33. Baume du Colombier.

Située dans la commune de Roquefort, département des Alpes-Maritimes, France. — *Altitude :* 200 mètres env. — *Roche :* Calcaire jurassique supérieur. — *Date :* 17 septembre 1905.

Matériaux : Coléoptères, Psocides, Aptérygogéniens, Myriapodes, Aranéides, Opilionides, Isopodes. — *Numéro :* 93.

Cette petite grotte n'avait jamais été explorée. Autrefois sans issue, elle a été découverte par hasard, dans le courant de l'année 1905, en creusant le sol dans la propriété du curé du village du Plan du Colombier. On y accède par un orifice étroit et vertical qui conduit dans une petite salle très irrégulière, de 10 mètres de longueur, et dont la voûte ne doit pas présenter plus de 2 mètres d'épaisseur. Son élévation est de 2 mètres au maximum et dans bien des endroits on est contraint de se tenir courbé. Cette curieuse excavation est entièrement recouverte de concrétions. De nombreuses stalactites pendent de la voûte, et la plupart sont parcourues dans leur canal central par les racines des pins qui poussent au-dessus. De gros paquets de racines pendent ainsi vers le sol et beaucoup sont fixés au plancher, traversant donc la grotte de part en part. Cette petite forêt souterraine sert d'asile à de nombreux Isopodes qui courent dans les radicelles. Les habitants de cette grotte sont nombreux et certains sont même de véritables troglobies (Coléoptères, Isopodes).

JEANNEL.

34. Grotte d'Albarea.

Située dans le vallon d'Albarea, commune de Sospel, Alpes-Maritimes, France. — *Altitude :* 800 mètres env. — *Roche :* Calcaire jurassique supérieur. — *Date :* 25 septembre 1905.

Matériaux : Diptères, Coléoptères, Orthoptères, Aptérygogéniens, Myriapodes, Aranéides, Isopodes, Mollusques. — *Numéro :* 95.

La grotte s'ouvre à quelques mètres au-dessus du sentier muletier qui monte au col du Razet. Il est vraisemblable qu'elle communique, au moins par des fissures, avec la grotte du Laura. On y accède par un étroit couloir absolument sec. Cette grotte présente deux étages, mais, faute d'outillage spécial, je n'ai pas pu parvenir à l'étage supérieur et je n'ai exploré que les deux salles inférieures, dont le développement total est d'environ 60 mètres. La première est occupée par un talus de cailloutis et d'argile. La seconde, plus élevée et bien plus vaste, présente un sol très irrégulier, encombré d'énormes blocs de rocher détachés de la voûte. Pas de concrétions ni stalactites, sauf dans un petit cul-de-sac absolument sec situé au fond de cette seconde salle. L'escalade d'un rocher à pic de plus de 3 mètres donnerait accès à l'étage supérieur. Cette grotte a été fouillée au point de vue préhistorique par M. Rivierre (1877). J'y ai récolté de nombreuses dents de Mammifères.

La faune actuelle est très riche. J'ai pris, dans la deuxième salle, un bel Orthoptère du genre *Dolichopoda*, et de nombreux Silphides cavernicoles sous des débris de bois pourri. Malgré les recherches les plus minutieuses, il m'a été impossible d'y retrouver le *Trechus* (*Anophthalmus*) *Cailloli* Dev., forme très intéressante et spéciale à cette grotte. Les Aptérygogéniens étaient abondants dans les débris de bois ; les Isopodes se tenaient plutôt sous les pierres dans les deux salles.

JEANNEL.

25. Grotte de l'Herm.

Située dans la commune de l'Herm, près de Foix, Ariége, France. — *Altitude :* 550 mètres env. — *Roche :* Calcaire liasique. — *Date :* 30 septembre 1905.

Matériaux : Diptères, Coléoptères, Aptérygogéniens, Myriapodes, Aranéides, Opilionides, Pseudoscorpionides, Isopodes, Mollusques. — *Numéro :* 94.

Je n'ai pu faire, dans cette immense caverne, qu'un très court séjour, simple visite de touriste, et cela explique la pauvreté de ma récolte dans une grotte dont la faune est si riche. Aussi je me borne simplement à la citer ; elle est d'ailleurs une des mieux connues de toutes les Pyrénées, au point de vue géographique, et je me propose d'en faire prochainement l'objet d'une étude biospéologique plus approfondie.

JEANNEL.

36. Cueva del Agua.

Située sur le flanc du Monte Mongo, commune de Denia, province d'Alicante, Espagne. — *Altitude :* 400 mètres env. — *Roche :* Calcaire crétacique. — *Date :* 4 janvier 1906.

Matériaux : Aptérygogéniens, Myriapodes, Aranéides, Isopodes, Oligochètes. — *Numéros :* 115, 116, 117.

La grotte est creusée dans une falaise à pic, probablement sur le parcours d'une faille. Elle a dû servir de lit à un ruisseau souterrain, car un ravin, maintenant complètement à sec, s'amorce à l'entrée de la grotte.

Un couloir coudé, qui se termine par un trou circulaire laissant voir un petit bassin d'eau, constitue toute la grotte accessible. Des travaux ont été effectués pour capter l'eau, sans succès d'ailleurs.

Au fond de la grotte il ne règne qu'une demi-obscurité. Un petit filet d'eau court sur le plancher. Les animaux recueillis ont été trouvés au fond de la grotte, sur les parois et sous les pierres.

RACOVITZA.

37. Cueva sans nom.

Située un peu en dessous de la précédente, à Denia, province d'Alicante, Espagne. — *Altitude :* 400 mètres env. — *Roche :* Calcaire crétacique. — *Date :* 4 janvier 1906.

Matériaux : Myriapodes, Aranéides, Isopodes. — *Numéros :* 118, 119, 120.

Cette grotte est peu profonde (une trentaine de mètres) et consiste aussi en une galerie coudée. Elle est complètement sèche et le sol est couvert de cette poussière argileuse qui provient, dans les cavernes, de la décomposition du calcaire sous l'action de l'air humide.

Les Araignées y sont extrêmement nombreuses, mais comme les autres animaux capturés, il est douteux qu'elles soient de vraies troglobies.

RACOVITZA.

38. Cueva de Andorial.

Située sur la propriété nommée Andorial, partida de Santa Paula, Denia, provincia de Alicante, Espagne. — *Altitude :* 50 mètres env. — *Roche :* Calcaire crétacique. — *Date :* 4 janvier 1906.

Matériaux : Coléoptères, Aranéides, Isopodes. — *Numéros :* 121, 122.

Un propriétaire de vignes, Francisco Prefaci y Ribes, en voulant creuser une citerne, il y a deux ans, trouva la grotte après avoir atteint quelques mètres de profondeur ; cette cavité était donc complètement fermée. Le propriétaire a construit une margelle autour de l'orifice qui est maintenant fermé par un panneau en bois. On descend d'abord dans le puits artificiel de 3 mètres, creusé dans le calcaire fendillé et mêlé de terra rossa, puis par une cheminée naturelle de 5 mètres ayant environ

1 mètre de largeur. On pénètre ainsi dans une petite salle où s'amorcent deux couloirs peu profonds. Cette descente continue conduit à environ 17 mètres de la surface.

Les concrétions sont nombreuses et de toute beauté. Il y a des stalactites de forme conique, d'autres en draperie et des parois entières couvertes d'un revêtement stalagmitique à beaux cristaux brillants. Dans les stalactites blanches ou grises on remarque souvent des zones vertes dues probablement à des infiltrations cupriques.

Le sol est aussi stalagmitique, mais il y a cependant quelques parties argileuses. Le suintement de l'eau est faible; une seule petite flaque d'eau existe dans un coin.

La température extérieure était de 17° C., celle du fond de la grotte de 20° C. ; mais ce dernier chiffre est probablement trop haut. Nous avions plusieurs bougies allumées et cela suffit pour élever la température dans une petite grotte.

Un Coléoptère fut trouvé mort, à la surface de la flaque d'eau.

RACOVITZA.

39. Grotte d'Oxibar.

Située à proximité de la ferme d'Oxibar, commune de Camou-Cihigue, Basses-Pyrénées, France. — *Altitude :* 600 mètres. — *Roche :* Calcaire probablement crétacique (d'après MARTEL) (1). — *Dates :* 25 septembre 1904, 1er janvier 1905 et 1er janvier 1906.

Matériaux : Coléoptères, Aptérygogéniens, Myriapodes, Aranéides, Acariens, Isopodes, Amphipodes, Mollusques. — *Numéro :* 127.

A trois reprises différentes et en des saisons diverses, j'ai pu explorer cette grotte en détail au moyen de pièges et

(1) E.-A. MARTEL. La Spéléologie au XXe siècle. (*Spelunca*, tome VI, n 41.)

d'appâts, et je l'ai trouvée aussi peuplée en septembre qu'en janvier. Son entrée est constituée par un étroit trou vertical de 2 mètres de profondeur dissimulé dans les buissons. Deux fentes donnent encore accès à la lumière dans un vestibule bas de plafond, où le sol est entièrement formé de crottins de chèvres desséchés. La grotte est formée de deux salles sensiblement égales, réunies par un étroit couloir percé à travers un rideau de stalactites. Elle est en pente ascendante dans son ensemble, de l'entrée vers le fond, et semble entièrement due à l'action des eaux souterraines. La première salle, longue de 30 mètres, large de 10, haute de 8 mètres environ, est dépourvue de concrétions. Le sol d'argile est jonché de nombreuses pierres et de rochers. La deuxième salle, de mêmes dimensions, mais plus en pente, présente au point de vue des conditions d'habitat deux régions bien distinctes. A son entrée est un banc d'argile où des fouilles ont été pratiquées. Au fond et à gauche s'élève un gros massif stalagmitique ; les concrétions et stalactites y abondent. Partout l'humidité est grande, et de nombreux débris de paille et de végétaux apportés du dehors fournissent nourriture et abri aux nombreux habitants de la caverne. Il n'y a pas trace de Chauves-souris.

Je puis préciser assez exactement les conditions d'habitat des différentes espèces animales qui représentent sa faune aquatique et terrestre.

1° *Animaux aquatiques :* J'ai toujours trouvé des Amphipodes, faciles à attirer par les pièges, dans un petit gour situé dans la première salle le long de sa paroi de droite. Il est à noter que la lumière extérieure pénètre jusqu'en cet endroit. Par contre, dans les flaques d'eau du fond de la deuxième salle, se tiennent de nombreux Asellides. Il m'a semblé voir aussi des Copépodes.

2° *Animaux terrestres :* Près de l'entrée, sous les feuilles sèches et le crottin vivent des Coléoptères lucifuges (*Antisphodrus, Atheta, Bathyscia*), des *Lithobius*, des grands Aranéides. Dans la première salle, je n'ai jamais pris de vrais troglobies ; mais ceux-ci sont nombreux dans la seconde salle. J'ai pu

observer là, très sûrement, que les Carabiques du genre *Antisphodrus* se tiennent enfouis dans l'argile. C'est en effet sous mes yeux qu'ils en sortaient, immédiatement attirés par l'odeur des appâts. Par contre les *Bathyscia* et *Aphænops* ont toujours été trouvés courant sur les concrétions humides, mais surtout dans les débris de paille. Les *Aphænops* ont été attirés à deux reprises par les pièges.

Dans les mêmes conditions, vivent à cet endroit et en grand nombre, les Aptérygogéniens, Diplopodes, Aranéides, Isopodes terrestres, Mollusques. Citons encore deux larves de Carabiques trouvées mortes au fond de la grotte sur une flaque d'eau.

Je note ici, qu'à mon avis, à part les véritables *Anophthalmus*, tous les Coléoptères sont attirés par les appâts. Mais si les Silphides séjournent sur leur nourriture, il n'en est pas de même des Carabiques (*Antisphodrus*, *Aphænops*) ; ceux-ci, en effet, attirés beaucoup plus vite que les Silphides, regagnent bientôt leurs retraites, emportant souvent avec eux, dans leurs mandibules, des parcelles de nourriture, comme j'ai eu l'occasion de l'observer dans la grotte d'Istaürdy. De là l'utilité d'employer des pièges et non des appâts pour les capturer.

Il existe encore, autour du village de Camou-Cihigue, de nombreuses grottes inexplorées, au moins quant à leur faune. De l'unes d'elles, située dans le village, sort une source salée. Il est probable que leur exploration donnera lieu à de nouvelles découvertes, surtout si l'on songe que la faune si riche de la grotte d'Oxibar était encore totalement inconnue il y a un an.

JEANNEL.

40. Grande Grotte Lecenoby.

Située dans le versant nord du Pic des Vautours, commune d'Aussurucq, arrondissement de Mauléon, Basses-Pyrénées, France. — *Altitude :* 850 mètres. — *Roche :* Calcaire crétacique supérieur. — *Date :* 2 et 3 janvier 1906.

Matériaux : Coléoptères, Aptérygogéniens, Myriapodes, Aranéides, Acariens, Oligochètes. — *Numéro :* 128.

Sur le versant nord du pic des Vautours, au-dessus du village d'Aussurucq, s'ouvrent dans un bois de hêtre une série d'excavations. Il existe successivement de l'est à l'ouest, sur la même assise, un abîme et trois grottes. De celles-ci, la plus orientale est notre grotte nº 41 ; celle du centre est représentée par deux courtes galeries claires, sans aucun intérêt ; enfin la plus occidentale est la grotte nº 40, qui nous occupe ici.

Cette grotte est appelée par C. DUFAU grotte de Belhy (1). Elle s'ouvre cependant dans la montagne sur le versant opposé à la ferme de Belhy, et les gens du pays me l'ont toujours nommée Lecenoby.

Deux entrées donnent accès dans un vaste vestibule d'où partent deux galeries. Celle de gauche, étroite et basse, est sèche et recouverte de concrétions stalagmitiques. Elle présente une profondeur de 20 mètres environ. Quant à la galerie de droite, elle est beaucoup plus vaste et j'ai pu la suivre pendant près de cent mètres. Le sol est recouvert d'argile, très humide par places, et de gigantesques rochers, détachés de la voûte, obstruent presque entièrement la galerie. Le fond de la grotte est fermé par des pentes de stalactites que je n'ai pas pu escalader, faute d'échelles. De nombreux squelettes de bœufs gisent sur le sol. Près de l'entrée vivent de nombreux Coléoptères troglophiles, ainsi que des Aptérygogéniens, Myriapodes, Aranéides, Acariens. Dans la grotte nous avons pris sur les pièges, au fond de la galerie de droite des *Bathyscia* et deux *Antisphodrus* dans la galerie de gauche.

JEANNEL.

41. Petite Grotte Lecenoby.

Située dans la commune d'Assurucq, arrondissement de Mau-

(1) C. DUFAU. Grotte et abîmes du pays basque. (*Spelunca*, tome V, p. 69.)

léon, Basses-Pyrénées, France. — *Altitude :* 580 mètres. — *Roche :* Calcaire crétacique supérieur. — *Date :* 2 et 3 janvier 1906.

Matériaux : Diptères, Coléoptères, Aptérygogéniens, Myriapodes, Aranéides, Acariens, Amphipodes. — *Numéro :* 129.

Cette petite grotte est constituée par une galerie longue de 50 mètres environ, haute de 1 mètre dans son premier tiers, remarquablement régulière dans sa forme, plus haute et large de 2 mètres environ dans ses deux autres tiers. Deux petites salles existent sur son trajet, et, dans la seconde, de petits gours pleins d'eau donnent abri à des *Niphargus*. Pas de concrétions stalagmitiques ; le fond de la grotte est fermé par un dépôt d'argile. Dans le couloir d'entrée, fréquenté par les Chauves-souris, vivent des Coléoptères troglophiles et même de vrais Troglobies. J'ai pris, à 2 mètres de l'entrée, un *Antisphodrus navaricus* Vuill. et une larve de Carabique semblable à celles trouvées dans la grotte d'Oxibar. Dans ce couloir vivent encore en très grand nombre les Aptérygogéniens, Myriapodes et Aranéides. Tout à fait au fond de la grotte quelques *Bathyscia* furent trouvés sur un appât. Enfin la grotte est fréquentée par de grands Némocères et des Tinéides.

JEANNEL.

42. Grotte d'Istaürdy.

Située à proximité du Cayolar d'Istaürdy, près d'Ahusguy, arrondissement de Mauléon, Basses-Pyrénées, France. — *Altitude :* 900 mètres. — *Roche :* Calcaire crétacique supérieur. — *Date :* 1er et 2 janvier 1905.

Matériaux : Diptères, Coléoptères, Aptérygogéniens, Myriapodes, Aranéides, Pseudoscorpionides, Acariens, Isopodes, Oligochètes. — *Numéros :* 130, 131.

Cette grotte s'ouvre au fond d'un vaste puits formé par le tassement et l'effondrement de la voûte d'une cavité naturelle ;

elle apparaît donc comme un aven large de 8 mètres et profond de 7 à 8 mètres, dont le fond est occupé par un large cône d'éboulis. On y accède par une petite ouverture latérale, sans avoir besoin d'aucun agrès. Sur toute la circonférence de l'aven partent de petites galeries latérales. Au N. s'ouvre une toute petite salle absolument sèche, recouverte de concrétions et absolument inhabitée. Au N.-E. monte une galerie très inclinée à sol formé par une pente de cailloutis. Au S. descend une petite galerie vite bouchée par l'argile, enfin au S.-E. s'ouvre au milieu des blocs éboulés une petite salle située en contrebas de toutes les précédentes.

Dans les feuilles sèches qui recouvrent le cône d'éboulis situé à ciel ouvert, j'ai pris en tamisant de nombreux Coléoptères, Myriapodes, Aptérygogéniens, Aranéides, Pseudoscorpionides (nº 130). Quant aux vrais troglobies (nº 131), ils étaient nombreux dans la galerie N.-E. et la salle S.-E. Les Oligochètes et les Isopodes ont été pris sur les parois. Dans la galerie N.-E. vivent dans les cailloutis *Antisphodrus* et *Bathyscia*. Dans la salle S.-E. un appât a attiré 18 *Antisphodrus navaricus* Vuill. que j'ai tous trouvés à deux mètres de l'appât sous des pierres visitées la veille. La plupart tenaient encore dans leurs mandibules des parcelles de fromage. Ajoutons que M. P. Nadar a trouvé dans cette grotte trois espèces de Coléoptères que je n'y ai moi-même jamais repris; ce sont *Pterostichus Nadari* Vuill., *Aphænops Jeanneli* Ab. et *Bathyscia Mascarauxi* Dev.

JEANNEL.

43. Grotte d'Alçaleguy.

Située au-dessus de la ferme d'Alçaleguy, commune de Alçay, arrondissement de Mauléon, Basses-Pyrénées, France. — *Altitude :* 750 mètres. — *Roche :* Calcaire jurassique. — *Date :* 2 janvier 1906.

C'est un immense abri sous roches. Toutefois du milieu d'un énorme chaos de rochers éboulés, entassés en équilibre peu

stable, souffle un violent courant d'air froid venant des profondeurs de la montagne. Les paysans racontent que des Chiens s'y sont perdus autrefois à la poursuite d'un Renard. Un éboulement partiel semble avoir achevé de fermer cette grotte, et c'est avec peine que les Chauves-souris y pénètrent. Je crois qu'il serait facile d'arriver à se frayer un passage qui permettrait d'accéder à une caverne immense si on en croit les gens du pays, qui affirment que la fumée des feux faits à Alçaleguy ressort par les avens ouverts sur le plateau sus-jacent.

Dans le même massif j'ai pu constater la présence de gouffres nombreux ; je cite les principaux, comme indication aux confrères qui visiteraient la région. Ce sont :

Gouffre de Belhy ; gouffre d'Harribilibil ; gouffres d'Ahusguy ; gouffre d'Alçaleguy. Ces deux derniers seraient en communication avec la grotte d'Alçaleguy. Gouffre du Cayolar d'Udoy ; gouffre du Cayolar d'Ubinge (1).

Enfin à Irriberry, près de Saint-Jean-Pied-de-Port, se trouve dans la propriété de M. Carricaburu, une petite grotte où il a été découvert récemment une nouvelle espèce de Coléoptères cavernicoles : *Bathyscia Elgueae* Ab. De plus, tout le plateau d'Ahusguy et d'Istaürdy ainsi que les cimes voisines se trouvent creusés de centaines de grands entonnoirs qui forment des points d'absorption dus au tassement des cavités souterraines.

JEANNEL.

44. Catacombes de Bicêtre.

Situées sous l'hospice de Bicêtre, dans la commune de Kremlin-Bicêtre, département de la Seine, France. — *Altitude :* 60 mètres env. — *Roche :* Calcaire grossier du lutétien inférieur et moyen. — *Date :* Hiver 1905, été 1906.

(1) De nombreuses grottes et surtout des gouffres souvent fort profonds sont cités dans le mémoire de C. DUFAU, Grottes et abîmes du Pays basque. (*Spelunca*, V, n° 37, pp. 69-84.)

Matériaux : Diptères, Coléoptères, Myriapodes, Aranéides, Acariens, Isopodes. — *Numéro :* 132.

Ce sont des séries de galeries labyrinthiques, restes d'anciennes carrières ; ces galeries, souvent très basses, s'élargissent par place en salles assez vastes et élevées. En cinq endroits elles sont aérées par les anciens puits d'exploitation, simplement fermés par une plaque de fonte percée d'un orifice en son centre. Je ne connais pas à ces souterrains d'autre communication avec l'extérieur que ces orifices des puits et pourtant, à deux reprises, il m'est arrivé d'y capturer des Chauves-souris. Il est possible qu'il y ait une communication inconnue avec les Champignonnières de Gentilly, et l'on aurait ainsi une explication facile du peuplement de ces cavité souterraines.

Les conditions d'existence y sont très variables. Au voisinage des puits les débris organiques attirent de nombreux Coléoptères (*Lœmostenus*, *Quedius*), des Myriapodes (*Lithobius*), quelques Aranéides, des Isopodes (*Porcellio*), des Acariens. Les murs sont parfois recouverts d'innombrables Diptères. Dans d'autres endroits, sur les bois vermoulus provenant des anciens étais, s'est développée une remarquable flore cryptogamique et sous l'abri qu'ils forment habitent des troglophiles variés, Coléoptères (*Anommatus*), Aptérygogéniens, Myriapodes (Diplopodes), Aranéides et Acariens.

Enfin, dans les régions les plus profondes, au-dessous des bancs à glauconie, le sol des galeries est formé de marnes sur lesquelles se rassemblent les eaux. Au voisinage des petits bassins permanents et relativement profonds, se trouve une faune toute différente de Coléoptères (*Trechus*), d'Aptérygogéniens, de Myriapodes (*Polydesmus*), d'Acariens, d'Aranéides et d'Isopodes (*Trichoniscus*).

JEANNEL.



ARCHIVES DE ZOOLOGIE EXPÉRIMENTALE ET GÉNÉRALE
IVe Série, Tome VI, p. 537 à 553
20 Mai 1907

BIOSPÉOLOGICA

III (1)

ARANEAE, CHERNETES ET OPILIONES

(PREMIÈRE SÈRIE)

PAR

E. SIMON

Ordo ARANEAE

Familia SICARIIDAE

LOXOSCELES RUFESCENS (L. Dufour).

Cueva sans nom, Denia, prov. d'Alicante, Espagne, 4-I-1906, no 119.

Cette espèce, non cavernicole, mais toujours lucifuge, a été trouvée dans les grottes de la province d'Alicante.

Familia LEPTONETIDAE

LEPTONETA MINOS E. Simon.

in Ann. Soc. ent. Fr., 1882, p. 202.

Grotte de l'Herm, Herm, dép. Ariège, France, 30-IX-1905, no 94.

Cette espèce a un habitat fort étendu car nous l'avions trouvée antérieurement dans plusieurs grottes de l'Ariége, de l'Aude

(1) Voir pour Biospéologica I et II ces ARCHIVES, Tome VI, nos 7 et 8

et des Pyrénées-Orientales ; elle se rencontre parfois aussi sous les grosses pierres et dans les mousses en dehors des grottes.

L. JEANNELI, sp. nova.

♂ ♀, long. 2 m/m 5. — Cephalothorax, sternum, chelaeque pallide fulvo-rufescentia. Abdomen cinereo fulvum. Pedes lutei, subpellucentes, femoribus leviter obscurioribus et olivaceis. Cephalothorax sternumque subtilissime coriacea sed regione frontali laevi et nitida. Oculi cuncti minutissimi, haud nigro-marginati, portici ab anticis non longe remoti. Pedum femora mutica, antica, subtus ad marginen exteriorem, granulis nigris seriatis munita. Pedum-maxillarium maris tibia patella paulo longior, tarsus processu grosso, subgloboso, aculeo sat longo (basi vix breviore), infra directo et subrecto, munito.

Grotte de Gargas, Gargas, dép. Hautes-Pyrénées, France, 30-VII-1905, nº 2.

Cette espèce se rapproche de *L. microphthalma* E. Sim. (1), par ses yeux très petits, presque oblitérés et non pigmentés ; elle en diffère par sa taille plus petite, ses yeux postérieurs moins éloignés de ceux du premier groupe, ses fémurs dépourvus d'épines mais armés en dessous (surtout chez le mâle) de granulations noires sériées assez fortes, ses tibias antérieurs sans épines latérales, les postérieurs pourvus d'une épine latérale subapicale et d'une dorsale, le tibia de la patte-mâchoire du mâle plus court, cependant un peu plus long que la patella, la saillie externe du tarse plus courte mais plus convexe, subglobuleuse et prolongée par une forte épine presque droite, presque aussi longue que la base.

L. LEUCOPHTHALMA, sp. nova.

♂ ♀, long. 2 m/m 5.— Cephalothorax, sternum, chelae, pedesque pallide lutea, subpellucentia. Cephalothorax sternumque subtilissime coriacea sed regione frontali laevi et nitida. Oculi qua-

(1) Espèce commune dans les grottes de l'Ariége, cf. Ann. Soc. ent. Fr., 1872, p. 480. pl. 16 ff. 17-19

tuor antici postice nigro-marginati, oculi postici minutissimi fere punctiformes haud nigro-limbati, ab anticis spatio oculo laterali antico saltem duplo latiore distantes. Pedum femora haud aculeata, antica maris, granulis nigris setiferis subtus munita. Pedum-maxillarium maris tibia patella longior, tarsus processu crasso subgloboso, spina nigra sinuosa armato, extus ad apicem munitus.

Cueva de las Devotas, Lafortunada, prov. Huesca, Espagne, 13-VIII-1905, nº 33.

Assez voisin de *L. Abeillei* E. Simon, dont il diffère par l'intervalle des deux groupes oculaires ayant au moins deux fois (ou un peu plus) le diamètre des latéraux du premier, les yeux postérieurs encore plus petits et non liserés de noir.

La patte-mâchoire du mâle ressemble beaucoup à celle de *L. Abeillei,* la saillie externe du tarse est cependant un peu plus globuleuse mais elle est également prolongée par une épine noire un peu sinueuse.

L. CRYPTICOLA, sp. nova.

♂ ♀, long. 2 m/m 5. — Fulvo-testacea, oculis anticis postice auguste nigro-marginatis, abdomine cinereo-albido. Cephalothorax sternumque subtilissime coriacea. Oculi postici ab anticis spatio oculo laterali antico paulo (non duplo) latiore distantes. Pedes femora aculeis carentia, antica maris, praesertim ad basin, granulis seriatis setiferis conicis sat validis instructa. Pedum-maxillarium maris tibia patella non multo longior, tarsus processu exteriore subapicali mediocri, conico, seta curvata munito, instructus.

La Balme d'Arena, Aspremont, dép. Alpes-Maritimes, France, 20-IX-1905, nº 92. — Grotte d'Albarea, Sospel, dép. Alpes-Maritimes, France, 25-IX-1905, nº 95.

Nous l'avions trouvé antérieurement à Saint-Martin Vésubie, sous de très grosses pierres.

Ressemble beaucoup à *L. Minos* E. Sim., n'en diffère guère que par le tibia de la patte-mâchoire, vu en dessus, un peu plus

long que la patella, et par le tarse à saillie apicale externe conique obtuse, moins cylindrique, surmontée d'un crin aigu dirigé en bas, aussi long que la base (chez *L. Minos* surmontée d'une petite épine noire unciforme, plus courte que la base).

L. PROSERPINA, sp. nova.

♂ ♀, long. 2 m/m 5. — Fulvo-testacea, oculis anticis postice anguste nigro-marginatis, abdomine cinereo-albido. Cephalothorax sternumque subtilissime coriacea. Oculi postici ab anticis spatio oculo laterali antico plus dulpo latiore distantes. Pedum femora haud aculeata, antica maris subtus subtiliter rugosa. Pedum-maxillarium maris tibia patella evidenter longior, tarsus processu exteriore subapicali minuto conico et curvato, seta sat longa et curvata munito, instructus.

Grotte de Laura, Castillon, dép. Alpes-Maritimes, France, 25-IX-1905, nº 90.

Diffère de *L. crypticola* E. Simon, par les yeux postérieurs beaucoup plus largement séparés de ceux du premier groupe, par les fémurs antérieurs du mâle, plus finement rugueux en dessous, par le tibia de sa patte-mâchoire beaucoup plus long que la patella.

L. PAROCULUS, sp. nova.

♂ ♀, long. 2 m/m. — Cephalothorax, chelae sternumque fulvo-rufescentia, subtilissime coriacea. Abdomen pallide cinereo-fulvum. Pedes lutei, subpellucentes, femoribus vix infuscatis. Oculi sat magni, duo postici a sese anguste disjuncti, ab anticis spatio oculo laterali antico haud majore distantes. Pedum femora haud aculeata, antica maris granulis nigris subseriatis subtus munita. Pedum-maxillarium maris tibia patella haud vel vix longior, tarsus processu apicali late conico, spina nigra tenui, basi circiter aequilonga, munito, instructus.

Cueva abaho de los Gloces, Fanlo, prov. Huesca, Espagne, 20-VIII-1905, nº 45.

Cette espèce diffère de ses congénères par ses yeux posté-

rieurs disjoints, caractère unique dans le genre *Leptoneta*, à part cela elle se rapproche des *Leptoneta alpica* et *infuscata* E. Simon.

Familia PHOLCIDAE

PHOLCUS PHALANGIOIDES (Fuessly).

Cette espèce, commune dans les maisons dans presque toute l'Europe a été trouvée, sans aucune modification, dans les grottes du Drach, à l'île Majorque, Baléares, 20-VII-1904, nº 81, et dans la Balme d'Arena, Aspremont, dép. Alpes-Maritimes, France, 20-IX-1905, nº 92.

Familia ARGIOPIDAE

Subfamilia LINYPHIINAE

DIPLOCEPHALUS LUSISCUS (E. Simon).

in Ann. Soc. ent. Fr., 1872, p. 219 *(Erigone)*.

Plaesiocraerus lusiscus, id., Ar. Fr., V, p. 759.

Grotte de Gargas, Gargas, dép. Haute-Pyrénées, France, 30-VII-1905, nº 2. — Grotte de Tibiran, Aventignan, dép. Hautes-Pyrénées, France, 1-VIII-1905, nº 11.

Découvert dans les grottes de l'Ariége.

PORRHOMMA PROSERPINA (E. Simon).

in Ann. Soc. ent, Fr., 1873, p. 475 (*Linyphia*).

Porrhomma Proserpina, id., Ar. Fr. V, p. 360.

Grotte de l'Ours, Lortet, dép. Hautes-Pyrénées, France, 2-VIII-1905, nº 16.

Découvert par Ch. de la Brûlerie dans les grottes de l'Ariége; nous l'avions retrouvé depuis dans la Cueva de Orobe, près Alsasua (Espagne).

TARANUCNUS CERBERUS E. Simon.

Ar. Fr., V, p. 252.

Grotte de l'Oueil de Neez, Rébénacq, dép. Basses-Pyrénées, France, 7-IX-1905, nº 76.

Nous avons découvert cette espèce dans la grotte de Sare (Basses-Pyrénées).

T. ORPHEUS E. Simon.

Loc. cit., p. 253.

Grotte d'Arudy, Arudy, dép. Basses-Pyrénées, France, 6-IX-1905, nº 69.

Découvert dans les grottes de l'Aude ; retrouvé depuis dans l'Ariége et les Hautes-Pyrénées.

LEPHTHYPHANTES LEPROSUS (Ohlert).

Arachn. Studien, 1867, p. 12 (*Linyphia*).

Linyphia confusa O. P. Cambridge, in Tr. Linn. Soc., XXVII, p. 427, pl. LV, f. 21.

Grande grotte du tunnel de Camous, Sarrancolin, dép. Hautes-Pyrénées, France, 6-VIII-1905, nº 25. — Petite grotte de Lecenoby, Aussurucq, dép. Basses-Pyrénées, France, 2-I-1906, nº 129.

Espèce commune dans toute la France et une grande partie de l'Europe ; se trouve au pied des arbres et sous les herbes sèches, souvent aussi dans les caves et les grottes.

L. PALLIDUS (O. P. Cambridge).

Loc. cit., p. 436, pl. LVI, f. 26 *Linyphia.*

Linyphia troglodytes L. Koch, Apterol. Frankiss. Jura, 1874, p. 1, ff. 7-8.

Baume Granet, Rocquefort, dép. Alpes-Maritimes, France, 17-IX-1905, nº 91.

Espèce assez répandue en France où elle habite les caves et les cavités souterraines, parfois aussi dans les mousses des bois sombres. Egalement en Angleterre, et en Bavière, dans les grottes de Muggendorf (L. Koch).

L. LORIFER, sp. nova.

♂ long. 2 m/m 5. — Cephalothorax laevis, pallide fulvo-rufescens, haud marginatus, oculis singulariter nigro-cinctis.

Oculi quatuor postici in lineam leviter recurvam, inter se fere aequidistantes, spatiis interocularibus oculis paulo angustioribus. Oculi antici in lineam plane rectam, medii nigri paulo minores, a sese contigui, a lateralibus spatio oculo paulo minore separati. Chelae rufescentes, clypeo longiores. Sternum olivaceum, nitidum. Abdomen albidum, saepe postice leviter obscurius et olivaceum. Pedes sat longi, pallide fulvo-rufescentes, femore 1[i] paris aculeo tenui interiore munito, reliquis femoribus muticis, tibiis aculeis setiformibus longissimis munitis, metatarsis anticis seta spiniformi unica superne armatis. Pedes-maxillares fulvi; patella convexa, haud prominula, seta spiniformi longa supra munita; tibia patella paulo longiore et multo crassiore et supra et subtus alte convexa, supra seta spiniformi, seta patellari longiore, munita; tarso processu basali carente; bulbo loro nigro longissimo apicem superante, sat angusto, compresso, curvato apice longe spiniformi, intus, prope medium, ramulum tenue sat longum et sinuosum emittente, insigniter armato.

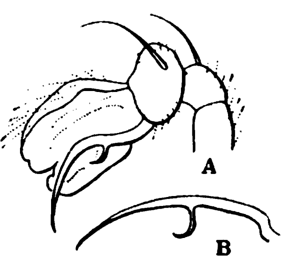


FIG. 1. *Lephthyphantes lorifer* E. Simon. *A*, patte-mâchoire du mâle par la face externe; *B*, lorum du bulbe détaché, vu par la face interne.

Cueva del Andorial, Denia, prov. d'Alicante, Espagne, 4-I-1906, nº 122.

Espèce voisine de *L. longiseta* et *angustiformis* E. Simon (cf. Ar. Fr., t. V, p. 304).

TROGLOHYPHANTES PYRENAEUS, sp. nova.

♀ (pullus), long. 4 ᵐ/ₘ. — Cephalothorax sat humilis, late ovatus, pallide testaceus, subpellucens, laevis, parte cephalica setis nigris paucis seriatis munita. Oculi fere obsoleti, medii antici punctiformes, nigri, a sese appropinquati, utrinque laterales testacei et vix perspicui, a mediis latissime distantes, inter se disjuncti, medii postici obsoleti. Clypeus mediocris, sub oculis impressus. Abdomen cinereo-testaceum, pilosum. Chelae longae, laeves, apice rufescentes. Sternum latum et convexum,

nitidum, olivaceum. Pedes longi, longissime setosi, pallide testacei, subpellucentes, femoribus sex anticis aculeo setiformi subbasilari supra armatis, femore 4[i] paris mutico, patellis tibiisque aculeis longissimis armatis, metatarsis quatuor anticis aculeo setiformi unico supra munitis, posticis muticis.

Grotte d'Oxybar, Camou-Cihigue, dép. Basses-Pyrénées, France, 1-I-1905, nº 127.

Capture fort intéressante car le genre *Troglohyphantes* était jusqu'ici étranger à la faune française ; malheureusement MM. Racovitza et Jeannel n'en ont recueilli que de jeunes individus et la description de l'espèce est forcément incomplète.

Ce genre a été découvert dans les grottes de Carniole et signalé depuis dans les grottes de l'Amérique du Nord (Cf. à ce sujet, Hist. Nat. Ar., t. I, p. 690).

Subfamilia TETRAGNATHINAE

METEAE

META MENARDI (Latreille).

Grotte d'Arudy, Arudy, dép. Basses-Pyrénées, France, 6-IX-1905, nº 69. — Grotte de l'Oueil de Neez, Rébénacq, dép. Basses-Pyrénées, France, 7-IX-1905, nº 76. — Grande grotte de Lecenoby, Aussurucq, dép. Basses-Pyrénées, France, 2-I-1905, nº 128. — Petite grotte de Lecenoby, Aussurucq, dép. Basses-Pyrénées, France, 3-I-1906, nº 129. — Grotte d'Istaürdy, Ahusguy, dép. Basses-Pyrénées, France, 2-I-1906, nº 131. — Baume du Colombier, Rocquefort, dép. Alpes-Maritimes, France, 17-IX-1905, nº 93.

Espèce commune dans toutes les grottes de la région méditerranéenne ; se trouve aussi dans les caves humides.

M. Menardi Latreille existe aussi à Madagascar et dans l'Amérique du Nord.

M. ANTRORUM, sp. nova.

♂, long. 7-8 $^{m}/_{m}$. — Cephalothorax pallide luteus, parte cephalica antice utrinque, pone oculos laterales, linea tenui abbreviata,

in medio lineis binis abbreviatis subgeminatis, postice macula majore, V sinuosum designante, fusco-olivaceis notatus, oculis singulariter nigro-cinctis. Oculi postici, superne visi, in lineam leviter recurvam, magni, medii lateralibus paulo majores et a lateralibus quam inter se remotiores, spatio interoculari dimidio diametro oculo non latiore. Oculi antici in lineam multo magis recurvam. Clypeus oculis mediis anticis angustior. Partes oris sternumque nigricanti-olivacea, laminae intus testaceo-marginatae. Chelae validae, convexae, fulvae, ad basin et extus fusco-olivaceae, margine superiore sulci dentibus trinis, duobus apicalibus inter se subcontiguis, aequis, brevibus et latis, altero remoto longiore (in *M. segmentata* Cl. dentibus trinis inter se subæquis), margine inferiore dentibus binis, basali mediocri, altero minutissimo. Abdomen superne albidum, fulvo-reticulatum, parcissime et minutissime nigricanti-atomarium, subtus utrinque laxe nigricanti-reticulatum, vitta media lata olivacea, albido-marginata et utrinque, prope mamillas, maculis albidis binis, notatum. Pedes longi, pallide lutei, femoribus quatuor anticis subtus, in dimidio apicali, maculis fusco-olivaceis binis, tibiis cunctis annulo medio parvo vix distincto annuloque apicali majore, ornatis, aculeis longis nigris, ut in *Meta segmentata* ordinatis, armati. Pedes-maxillares graciles, pallide lutei, tarso bulboque fuscis ; tibia patella circiter aequilonga, versus basin attenuata ; tarso mediocri ovato, apophysi basali longe biramosa, ramulo superiore suberecto, late conico, extus ad basin processu parvo et obtuso munito, ramulo inferiore longiore, gracili et leviter sursum curvato.

♀, long. 9-10 m/m. — A mari differt abdomine majore pedibus brevioribus. Pedes-maxillares pallide lutei, tibia ad basin minute olivaceo-notata.

Cueva del Agua et cueva sans nom, Denia, prov. d'Alicante, Espagne, 4-I-1906, nos 115, 119.

L'une des plus intéressantes découvertes faites dans ces derniers temps pour la faune des grottes.

Le *Meta antrorum*, cavernicole ou au moins lucifuge, comme le *Meta Menardi*, se rapproche cependant beaucoup plus du *Meta segmentata* Clerck, surtout par la structure de ses organes sexuels.

Il en diffère par ses yeux plus gros et plus resserrés, ses téguments plus pâles, ses pattes antérieures tachées et annelées de brun-olivâtre.

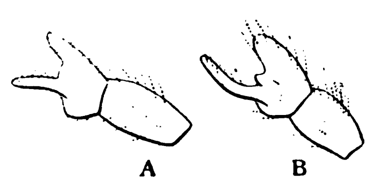


FIG. 2. A, *Meta segmentata* Clerck, tibia et tarse de la patte-mâchoire du mâle, vus par la face externe ; B, *Meta antrorum* E. Simon, mêmes parties.

La patte-mâchoire du mâle diffère de celle de *M. segmentata* par le tibia plus court, la branche supérieure de l'apophyse tarsale plus épaisse et plus conique, la branche inférieure grêle, plus longue et un peu arquée en haut.

NESTICEAE

NESTICUS CELLULANUS (Clerck).

Grotte de l'Oueil de Néez, Rébénacq, dép. Basses-Pyrénées, France, 7-IX-1905, n° 76. — Baume Granet, Rocquefort, dép. Alpes-Maritimes, France, 17-IX-1905, n° 91. — Grotte d'Albarea, Sospel, dép. Alpes-Maritimes, France, 25-IX-9051, n° 95.

Répandu dans toute l'Europe ; commun dans les caves, les grottes, les galeries de mines.

N. OBCAECATUS, sp. nova.

♀ long. 5-6 m/m. — Pallide luteo-testaceus, abdomine cinereo-albido, chelis rufescentibus. Oculi medii antici obsoleti, reliqui oculi albi, minutissimi, quatuor postici in lineam latam, procurvam, medii a sese quam a lateralibus saltem duplo remotiores. Chelarum margo inferior muticus, margo superior dentibus nigris binis, brevibus et robustis, armato. Abdomen convexum, tenuissime et sat longe pilosum. Pedes longe setosi. Plaga genitalis magna, nigra, antice profunde et angulose emarginata, postice convexa atque in declivitate postica fovea transversa, alba, sed tenuiter rufulo-marginata, impressa.

Cueva del Molino, Vio, prov. Huesca, Espagne, 17-VIII-1905, nº 38.

Se distingue des espèces connues par l'oblitération complète des yeux médians antérieurs, la petitesse et l'écartement des yeux postérieurs et par la plaque génitale marquée, sur la pente postérieure, d'une profonde fossette transverse.

Son faciès est celui du *N. eremita* E. Sim.

Familia AGELENIDAE

TEGENARIA DOMESTICA (Clerck)

Cueva de abaho del Collarada, Villanua, prov. Huesca, Espagne, 30-VIII-1905, nº 53.

Espèce presque cosmopolite qui se trouve dans les grottes aussi bien que dans les caves et les maisons.

T. PAGANA C. Koch.

Ar., VIII, 1841, p. 31, ff. 612-613.

T. subtilis E. Simon, Ar. nouv., 1er mém., Liége, 1870, p. 7.

T. variegata Thorell, in Hor. Soc. ent. Ross., XI, 1-2, p. 36.

T. pagana E. Simon, Ar. Fr., II, p. 71.

Cueva del Agua, Denia, prov. d'Alicante, Espagne, 4-I-1906, nº 115.

Espèce commune dans le midi de la France, en Corse, en Italie et en Espagne ; comme la précédente, elle n'est pas exclusivement cavernicole. Le *T. pagana* de la Cueva del Agua est de forme typique; dans une grotte voisine il est légèrement modifié et présente davantage les caractères d'un animal lucifuge.

T. PAGANA CAVERNICOLA, subsp. nova.

♂ long. 10 m/m. — Cephalothorax pallide luteo-testaceus, antice leviter et sensim fulvo-tinctus, oculis singulariter nigro-cinctis. Oculi postici, superne visi, in lineam leviter procurvam, inter se aequi et fere aequidistantes, spatiis oculis paulo majoribus separati. Oculi antici in lineam magis procurvam, inter

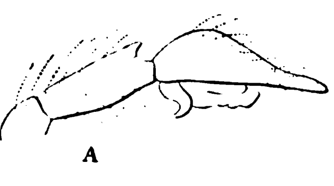
se subcontigui, medii lateralibus saltem 1/3 minores. Clypeus oculis lateralibus anticis evidenter latior. Abdomen pallide luteo-testaceum, parce et longe nigro-setosum, superne, prope medium, utrinque linea valde arcuata, postice vittis transversis trinis, valde sinuoso-dentatis, fusco-olivaceis, notatum, subtus maculis parvis valde laciniosis et inordinatis parce conspersum, mamillae albido-testaceae, subpellucentes, articulo basali haud infuscato. Sternum albido-testaceum, ad marginem late et irregulariter fusco-olivaceum et maculis albidis trinis notatum. Chelae fusco-rufulae. Pedes sat longi, pallide luteo-testacei, femoribus 1[i] paris, apice excepto, infuscatis et rufulis, femoribus 4[i] paris annulo subapicali, tibiis 4[i] paris annulo submedio, angustis, pallide olivaceis et vix expressis, munitis. Pedes-maxil, lares apice infuscati; femore sat longo, ad basin curvato et compresso, ad apicem leviter ampliato, superne, in dimidio apicali, setis spiniformibus aculeisve nigris trinis uniseriatis instructo; patella longiore quam latiore; tibia patella vix longiore, paulo angustiore, apophysibus binis, superiore crassa, conica, sed acuta, apice nigra, altera (fere inferiore) rufula, paulo longiore, plana, laminiformi, apice sensim ampliata et obtuse truncata; tarso tibia cum patella evidenter longiore, ovato, longe attenuato et bulbum multo superante; bulbo magno, lamina rufula plana circumdato, lobo elevato et truncato, aculeis binis, inter se subaequis, basali gracillimo et curvato, apicali recto et acutissimo, extus armato.

Cueva sans nom, Denia, prov. d'Alicante, Espagne, 4-I-1906, nº 119.

T. Racovitzai, sp. nova.

♂, long. 11 $^m/_m$. — Cephalothorax pallide fulvo-testaceus, parte cephalica longa, leviter convexa, in regione oculorum valde declivi. Oculi parvi, quatuor postici, superne visi, in lineam subrectam, inter se late et fere aeque distantes, spatiis interocularibus oculis plus triplo majoribus, medii ovati lateralibus minores. Oculi antici in lineam subrectam, inter se

distantes, medii lateralibus plus triplo minores et paulo minores quam medii postici. Clypeus verticalis, planus, oculis anticis plus triplo latior. Abdomen ovatum, pallide fulvo-rufulum, longe et tenuiter nigro-setosum, superne, in parte apicali, punctis cinereis vix expressis biseriatis (3-3 vel 4-4) notatum, subtus parce cinereo-punctatum. Mamillae albidae, superiores articulo apicali basali paulo breviore. Sternum fulvo-testaceum, concolor. Pedes fulvo-testacei, metatarsis leviter rufulo-tinctis, longi, postici anticis evidenter longiores, metatarsis tenuibus, anticis tibiis circiter aequilongis (vel paulo longioribus), posticis tibiis multo longioribus. Chelae fulvo-rufulae, laeves. Pedes-maxillares fulvo-testacei, apice leviter infuscati; femore sat longo, ad basin compresso et curvato, ad apicem leviter ampliato, superne setis spiniformibus aculeisve trinis uniseriatis, apicali minore, setaque interiore longa subapicali graciliore, armato; patella brevi, superne setis spiniformibus binis, apicali longissima, munita; tibia patella fere 1/3 longiore, graciliore et cylindracea, setis spiniformibus longissimis conspersa, apophysi parva nigra depressa et truncata, extus ad apicem armata, sed lamina inferiore carente; tarso tibia cum patella circiter aequilongo, sat anguste ovato et longe acuminato, bulbum multo superante; bulbo mediocri, subrotundo, lamina rufula crassa circumdato, apice stylo nigro curvato, extus ad basin apophysi crassa et conica sat brevi, instructo.



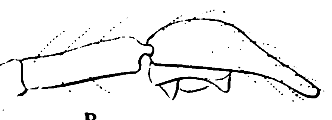


FIG. 3. A, *Tegenaria domestica* Clerck, patte-mâchoire du mâle, vue par la face externe. B, *T. Racovitzai* E. Simon, mêmes parties.

Cueva abaho de los Gloces, Fanlo, prov. Huesca, Espagne, 20-VIII-1905, nº 45.

Espèce du groupe de *T. domestica*, dont elle se distingue par ses téguments unicolores, ses yeux plus petits et plus espacés et surtout par la structure de la patte-mâchoire du mâle (fig. 3).

Iberina Mazarredoi E. Simon.

in Anal. de la Soc. esp. de Hist. Nat., X, 1881, p. 127.

Grotte de l'Oueil de Néez, Rébénacq, dép. Basses-Pyrénées, France, 7-IX-1905, nº 76.

Espèce nouvelle pour la faune française; nous l'avons découverte en 1880 dans la cueva de la Magdalena, près Galdames (Biscaye).

Ordo CHERNETES

Familia CHELIFERIDAE

Chelifer lacertosus (L. Koch).

Darst. Eur. Chernet., p. 9 (1873).

Causse de la Peña de Collarada, Villanua, prov. Huesca, Espagne, 31-VIII-1905, nº 57.

Espèce répandue dans le midi de la France, en Corse, en Italie et en Espagne; accidentellement cavernicole.

Familia OBISIIDAE

Obisium muscorum Leach.

Zool. Miscell. III, p. 51.

Ob. muscorum et *tenellum* C. Koch, Ar., t. X, pp. 67-69.

Grotte d'Istaürdy, Ahusguy, dép. Basses-Pyrénées, France, 2-I-1906, nº 130.

O. Simoni L. Koch.

Loc. cit., p. 54.

Grotte d'Ilhet, Sarrancolin, dép. Hautes-Pyrénées, France, 6-VIII-1905, nº 23.

O. muscorum et *Simoni* sont des espèces répandues dans presque toute l'Europe et communes dans les mousses des bois; leur présence dans les grottes est accidentelle.

O. cavernarum L. Koch.

Loc. cit., p. 55.

Grotte de Gargas, Gargas, dép. Hautes-Pyrénées, France,

30-VII-1905, nº 8. — Grotte de Tibiran, Aventignan, dép. Hautes-Pyrénées, France, 1-VIII-1905, nº 11.

Cette espèce, qui fait la transition des *Obisium* vrais aux *Blothrus*, a été trouvée dans presque toutes les grottes de l'Ariége, des Basses-Pyrénées et même dans celles de l'Ardèche.

CHTHONIUS TENUIS L. Koch.

Loc. cit., p. 51.

Grotte de l'Herm, Herm, dép. Ariège, France, 30-IX-1905, nº 94.

Commun dans les mousses des bois et sous les pierres; accidentellement cavernicole.

C. GESTROI E. Simon.

in Ann. Mus. civ. Genova, sér. 2, XVI, 1896, p. 376.

Baume Granet, Rocquefort, dép. Alpes-Maritimes, France, 17-IX-1905, nº 91.

Espèce découverte récemment dans les grottes de la Ligurie.

Ordo OPILIONES

Sub-Ordo OP. MECOSTETHI

Familia PHALANGODIDAE

PHALANGODES CLAVIGERA E. Simon.

Ar. Fr., t. VII, p. 151.

Grotte d'Arudy, Arudy, dép. Basses-Pyrénées, France, 6-IX-1905, nº 69.

Découvert dans la grotte de Betharram par Ch. de la Brûlerie; nous l'avons retrouvée depuis en nombre près de Saint-Jean-de-Luz et d'Ascain dans les mousses et sous les grosses pierres; cette espèce est plutôt lucifuge que cavernicole.

P. LESPESI (Lucas).

in Ann. Soc. ent. Fr., 1860, p. 974. — *Id.* E. Simon, Ar. Fr., VII, p. 155.

Cueva de las Devotas, Lafortunada, prov. Huesca, Espagne, 13-VIII-1905, nº 33.

Espèce commune dans presque toutes les grottes de l'Ariége, de l'Aude et des Pyrénées-Orientales ; se trouve aussi dans les mousses en dehors des grottes.

NOTA. — Quelques jeunes *Phalangodes*, non déterminables, ont été trouvés dans la grotte de l'Herm (Ariège).

Sub-Ordo PLAGIOSTETHI

Familia ISCHYROPSALIDAE

SABACON PARADOXUS E. Simon.

Ar. Fr., VII, p. 266.

Grotte de l'Oueil de Néez, Rébénacq, dép. Basses-Pyrénées, France, 7-IX-1905, nº 76.

Cette espèce a été trouvée dans presque toutes les grottes de la région pyrénéenne ; elle se rencontre aussi dans les mousses et sous les pierres humides en dehors des grottes.

ISCHYROPSALIS LUTEIPES E. Simon.

in. Ann. Soc. ent. Fr., 1872, p. 484. — *Ibid.*, Ar. Fr., VII, p. 268.

Grotte de l'Oueil de Néez, Rébénacq, dép. Basses-Pyrénées, France, 7-IX-1905, nº 76.

Espèce très répandue dans la région pyrénéenne et en Auvergne ; se trouve plus souvent en dehors des grottes dans les mousses épaisses et humides.

I. NODIFERA E. Simon.

Ar. Fr., VII, p. 270. — *I. Sharpi* E. Simon, in Ann. Soc. ent. Fr., 1879, Bull. p. CXXIX.

Cueva del Molino, Vio, prov. Huesca, Espagne, 17-VIII-1905, nº 38.

I. nodifera est l'espèce du genre la plus répandue dans les provinces basques : nous l'avons observée à Saint-Jean-de-Luz,

à Alsasua et près de Galdamès à l'entrée des grottes de la Magdalena et de Arenaza ; elle n'est cavernicole qu'accidentellement, elle habite les mousses et les détritus humides

NOTA. — Un jeune *Ischyropsalis*, non déterminable, a été trouvé dans la grotte des Eaux-Chaudes (Basses-Pyrénées).

Familia NEMASTOMATIDAE

NEMASTOMA BACILLIFERUM E. Simon.

Ar. Fr., VII, p. 287.

Grotte de Gargas, Gargas, dép. Hautes-Pyrénées, France, 30-I-1905, nº 2. — Cueva de abaho del Collarada, Villanua, prov. Huesca, Espagne, 30-VIII-1905, nº 53.

Espèce commune à toute la région pyrénéenne aussi bien en France qu'en Espagne ; accidentellement cavernicole.

N. CARBONARIUM, sp. nova.

♂ ♀. long. 2-2,5 m/m. — A *N. bacillifero*, cui sat affine est, differt corpore supra omnino nigro-opaco haud aureo-plagiato, coxis anticis subtus grosse et crebre granulosis (in *N. bacillifero* coriaceis et parcissime granulosis). Abdomine feminae clavis posticis seriatis brevioribus et praesertim chelarum maris articulo basali apophysi erecta cylindracea et setosa leviter incurva, fere ut in *N. chrysomelano*, instructo.

Cueva Llobrica, Vio, prov. Huesca, Espagne, 18-VIII-1905, nº 40.

Nous l'avions reçu antérieurement de La Granja.

Familia TROGULIDAE

AMOPAUM SORENSENI (Thorell).

in. Ann. in Mus. civ. Gen., VIII, p. 505 (1876).

Baume du Colombier, Roquefort, dép. Alpes-Maritimes, France, 7-IX-1905, nº 93.

Se rencontre le plus souvent en dehors des grottes, sous les grosses pierres humides.

INDEX ALPHABÉTIQUE DES MATIÈRES

4e SÉRIE, TOME VI

Versailles. — Société Anonyme des Imprimeries Gérardin.

TABLE DES MATIÈRES

du tome sixième de la quatrième série

(655 pages, IV planches, 109 figures)

Notes et Revue

(4 numéros, CII pages, 29 figures)

Voir la Table spéciale des matières à la page CI

Fascicule 1

(Paru le 30 Janvier 1907)

Fascicule 2

(Paru le 25 Février 1907)

Fascicule 3

(Paru le 25 Février 1907)

Fascicule 4

(Paru le 15 Mars 1907)

TABLE DES MATIÈRES

Fascicule 5

(Paru le 2 Mai 1907)

Fascicule 6

(Paru le 10 Mai 1907)

Fascicule 7

(Paru le 15 Mai 1907)

Fascicule 8

(Paru le 15 Mai 1907)

Fascicule 9

(Paru le 20 Mai 1907)

Versailles. Société Anonyme des Imprimeries Gérardin.



1

BRADY



:POD IDAE.



I



II



III



IV



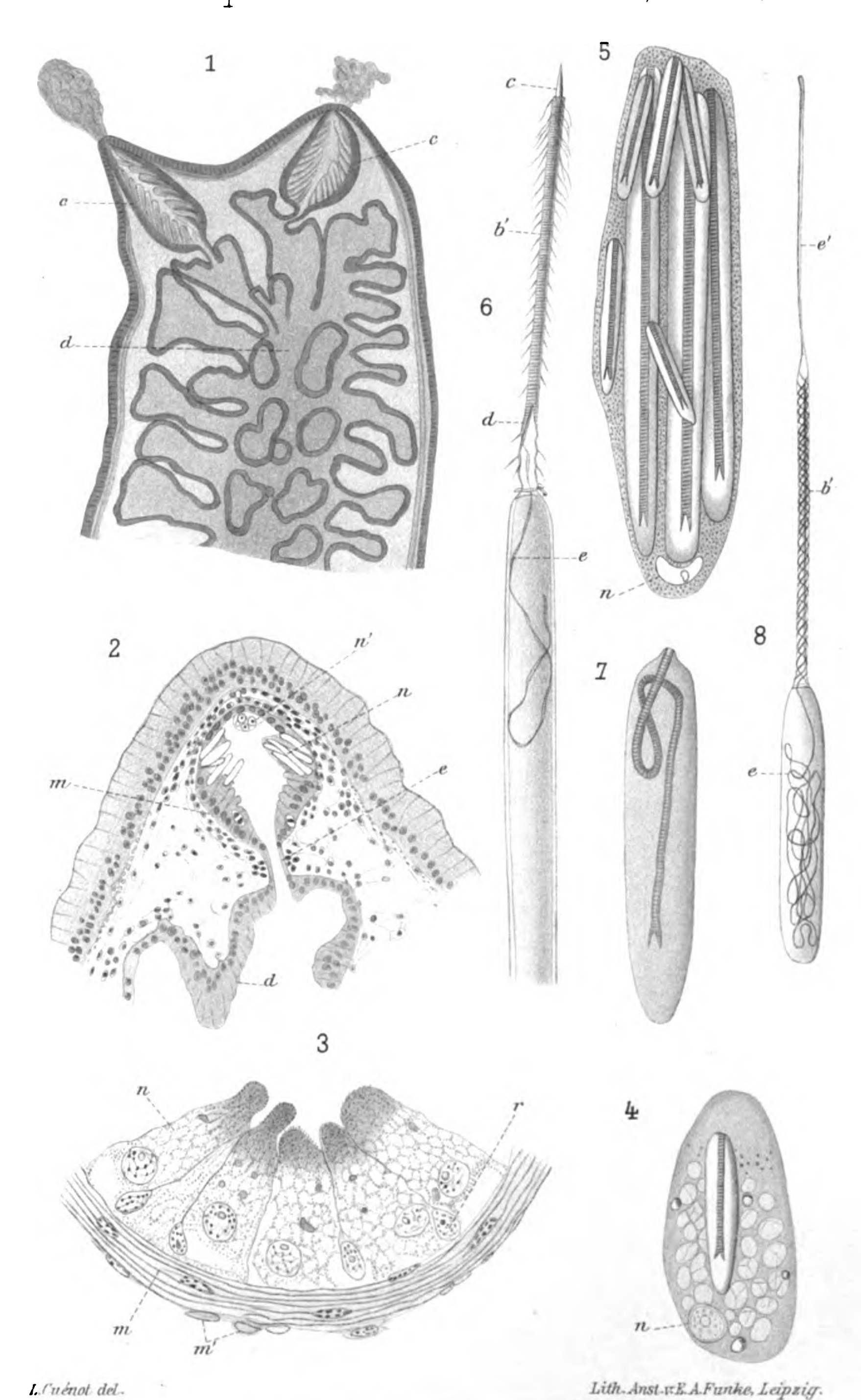
V



VI

ATTITUDES DU CHOLOEPUS DIDACTYLUS. L.

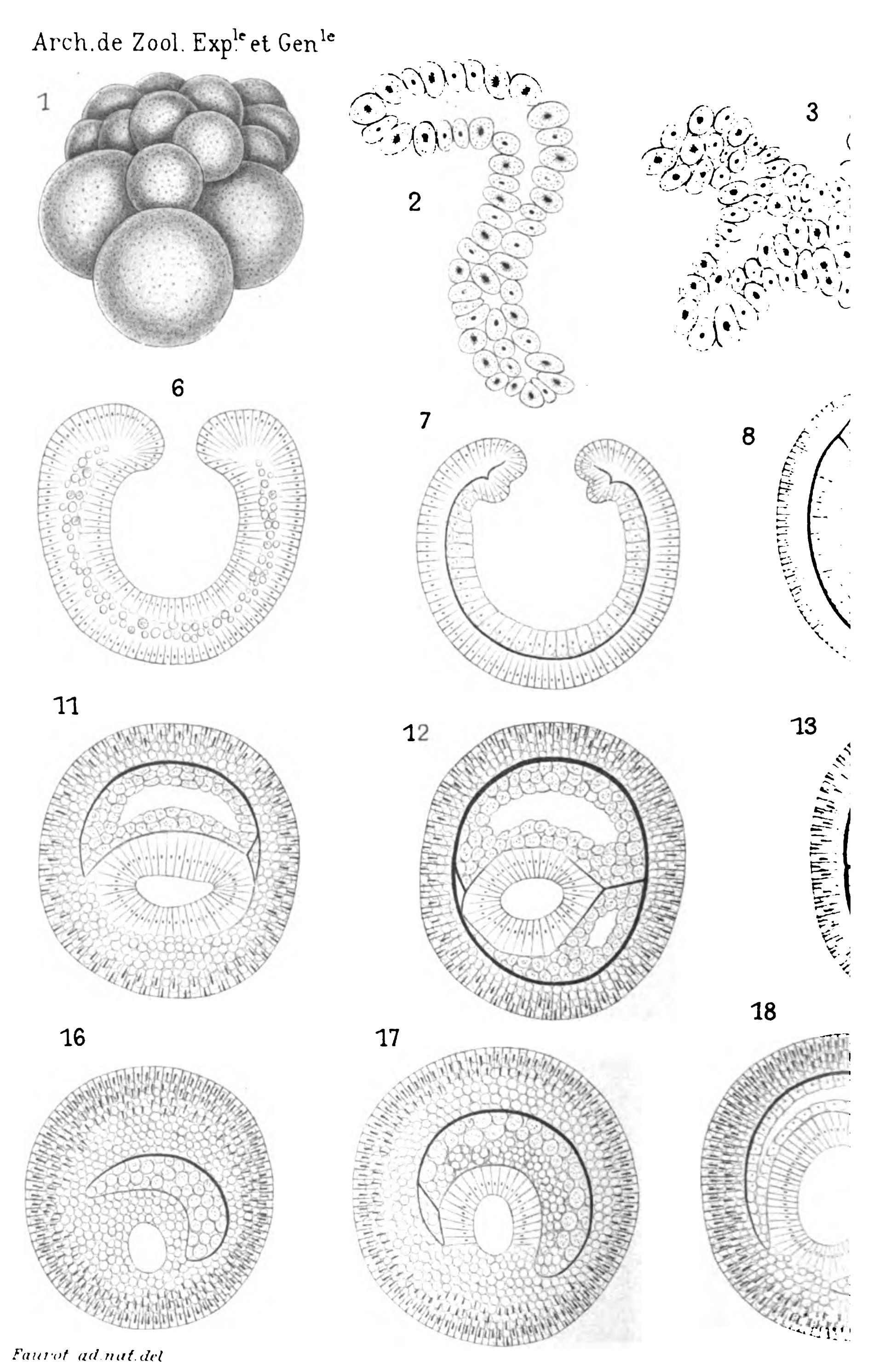
Phototypie Berthaud, Paris



L. Cuénot del.

Lith. Anst. v. E. A. Funke, Leipzig.

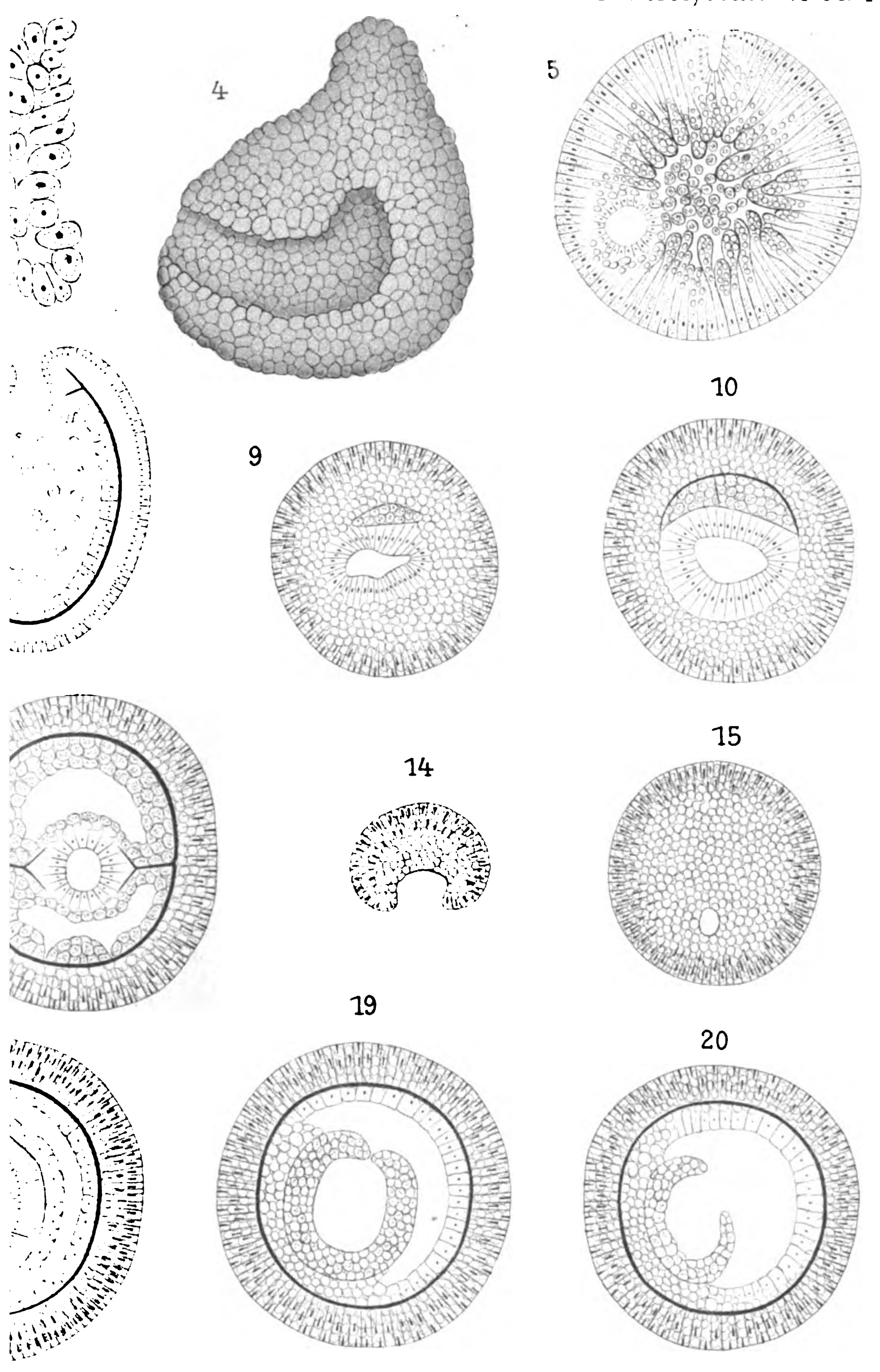
NÉMATOCYSTES DES EOLIDIENS.



Faurot ad. nat. del.

DÉVELOPPEMENT

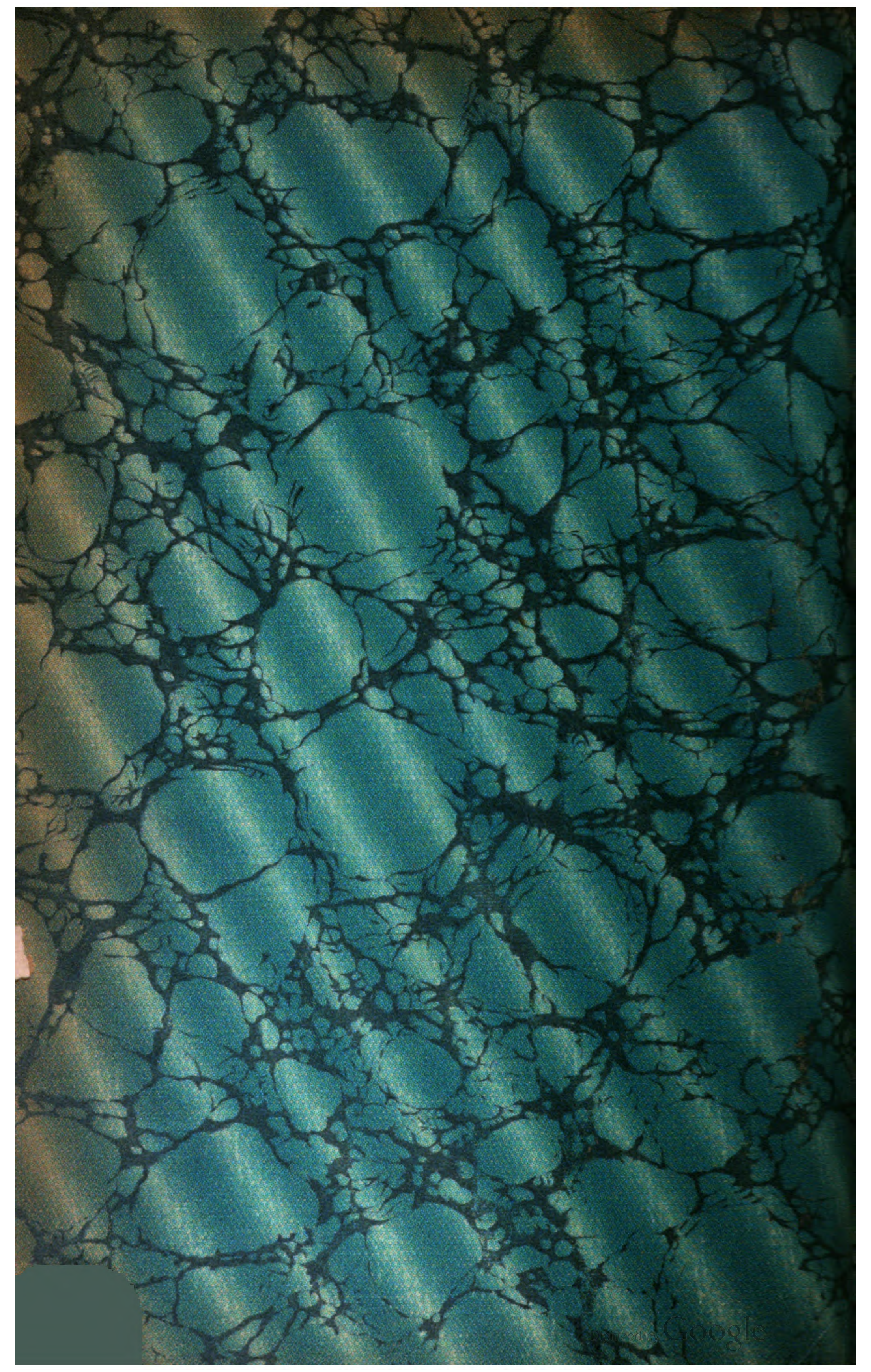
Librairie

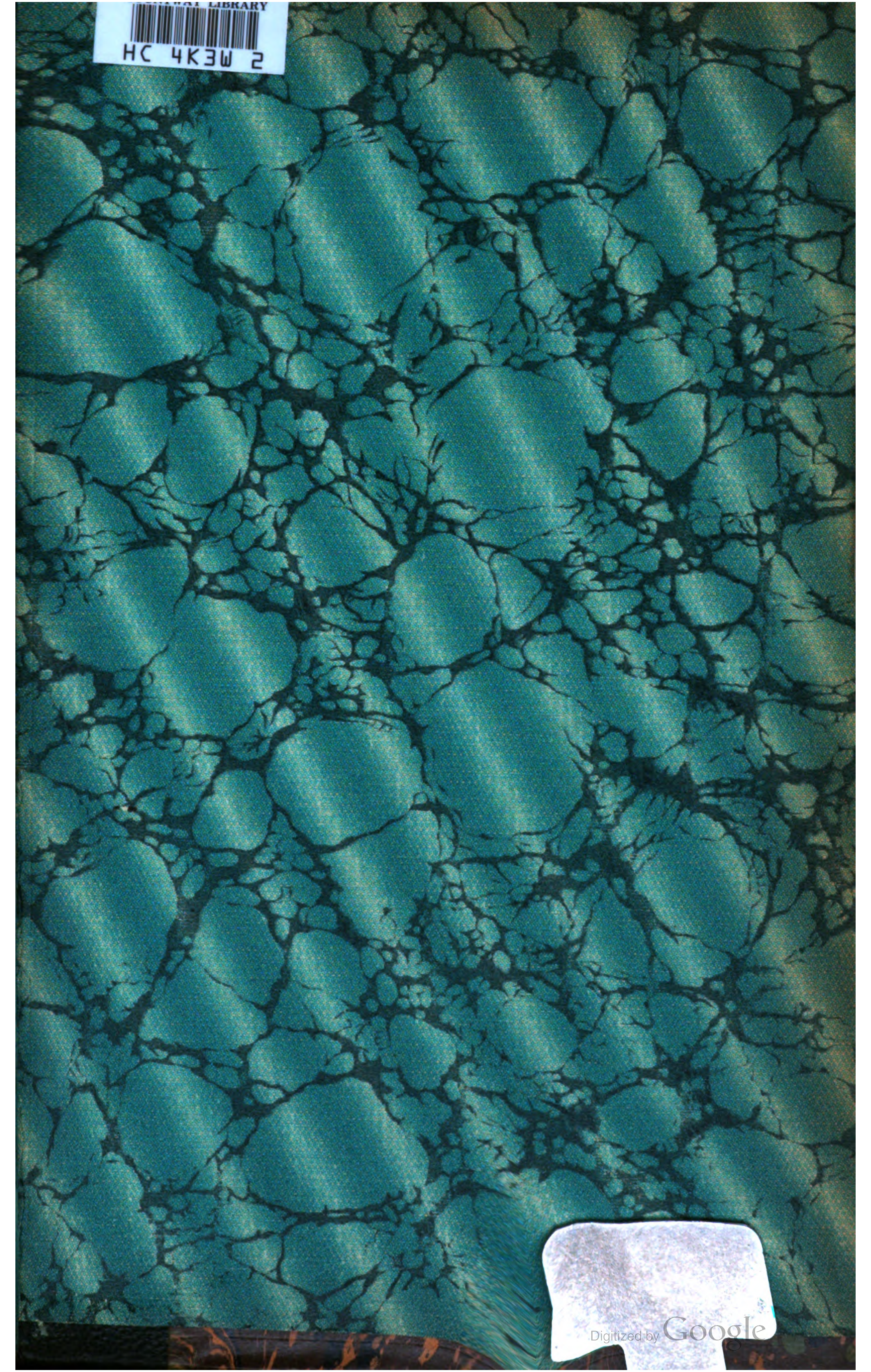


Lith Anst.v. E.A.Funke, Leipzig.

ES HEXACTINIES

nwald.




LIBRARY
HC 4K3W 2
Digitized by Google

